

Российская академия наук
Карельский научный центр
Институт водных проблем Севера



Т.П.Куликова
Н.Б.Кустовлянкина
М.Т.Сярки

.....

**Зоопланктон
как компонент экосистемы
Онежского озера**

.....



Петрозаводск 1997

УДК 574.582 (282.247.211)

Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера / Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Сярки М.Т. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.: ил. 17, табл. 30. Библиогр. 207 назв.

В книге представлены итоги многолетних исследований (1966-1993 гг.) зоопланктона Онежского озера, выполненных в составе комплексных экспедиций Института водных проблем Севера по программе «Исследование закономерностей формирования и функционирования экосистемы Онежского озера под действием антропогенных факторов». В ней приводится список видового состава сообщества (простейшие, коловратки, ракообразные), анализируются его структура, закономерности пространственного распределения и количественного развития в годовом цикле. Уделяется внимание вопросам продуктивности и функционального значения основных групп зоопланктона и всего сообщества в целом в экосистеме озера. Показана роль мелкоразмерной фракции в зоопланктонном сообществе.

Книга рассчитана на гидробиологов, экологов, специалистов по охране природы.

Zooplankton as a Component of Lake Onego Ecosystem / Kulikova T.P., Kustovljankina N.B., Sjarki M.T. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of Russian Academy of Science, 1997. 112 p.

The results of long-term research (1966-1993) into Lake Onega zooplankton are represented in the book. The field research was part of the Northern Water Problems Institute RSA complex expedition on the Programme «Studies on the formation and function of Lake Onega Ecosystem under Anthropogenic Effect». The list of species composition in communities (Protozoan, Rotaria, Crustacean) is included. The structure of species composition, its spatial distribution and seasonal development are analysed. Attention is paid to productivity and functional importance of main zooplankton groups and the whole community in the Lake ecosystem. The role of small-size fraction in the zooplankton is shown.

The book is intended for hydrobiologists, ecologists and environmentalists.

Научный редактор З.С. Кауфман

Рецензенты: С.П. Китаев, Г.Е. Новосельцев

ISBN 5-201-07988-1

© Карельский научный центр РАН, 1997

Введение

В современной экологии преобладает системно-энергетический аспект в изучении водоемов. Их принято рассматривать как единую организованную систему, в которой тесно взаимосвязаны состав, структура и функции популяций и сообществ гидробионтов с параметрами внешней среды (Винберг, 1965, 1972, 1977, 1987; Одум, 1975; Китаев, 1984; Иванова, 1987; Алимов, 1989). Нераздельная связь всех компонентов водных биоценозов требует количественного выражения функционального значения каждого из них в биологическом балансе энергии. Многочисленные исследования убедительно показали, что в озерах значение зоопланктона особенно велико. На его долю приходится около 80% энергии, ассимилируемой всеми животными (Иванова, 1985). При этом долгое время основное внимание уделялось веслоногим и ветвистоусым ракообразным, составляющим в некоторых озерах более 90% общей биомассы зоопланктонного сообщества. Менее освещенными оставались особенности функционирования мелких фракций зоопланктона, простейших и коловраток, важнейших звеньев биоценоза, их роли в процессах минерализации органического вещества. Подобное обстоятельство ограничивало выяснение объективной картины трансформации первичной и бактериальной продукции в энергию последующих трофических уровней и нередко существенно искажало схемы энергетического баланса озерных экосистем.

Малые размеры простейших и определенные методические трудности изучения способствовали утверждению мнения об их второстепенном значении во внутриводоемных процессах. Лишь в 80-е годы стало возможным предполагать, что роль протистопланктона в процессах трансформации энергии и биологического продуцирования органического вещества весьма значительна (Павловская, 1971, 1973; Петрова, Смирнова, 1973; Небрат, 1975, 1977; Хлебович, 1976; Мамаева, 1979; Гусынская и др., 1980; Петрова и др., 1986). К этому времени был накоплен большой фактический материал и по коловраткам, посвященный как методическим вопросам, так и различным аспектам их экологии и физиологии, особенностям продуцирования в различных водоемах (Кутикова, 1965, 1970; Галковская, 1968; Помазкова, 1971;

Васильева, Никулина, 1974; Филимонова, 1975, 1976; Филимонова, Кутикова, 1975; Галковская, Сушеня, 1978; Галковская, Винберг, 1979; Иванова, 1979; Хлебович, 1981; Коловратки..., 1985).

Высокие темпы размножения и соответственно метаболических процессов обуславливают большую роль микрозоопланктона в функционировании экосистемы водоемов, прежде всего как потребителей бактерий и фитопланктона, а также его значение в продукции вторичных трофических звеньев экосистем и в деструкции органического вещества.

История исследования зоопланктона Онежского озера насчитывает более ста лет (Герд, 1946; Николаев, 1972). Опубликованные работы свидетельствуют о большом объеме накопленной информации и дают представление о видовом составе, экологии, численности и биомассе, пространственном распределении отдельных видов, сезонных изменениях в составе и обилии планктона, его кормовой ценности для рыб-планктофагов, влиянии различного рода загрязнений (Поливанная, 1950, 1954, 1956; Урбан, 1962, 1968; Филимонова, 1969, 1974, 1975; Смирнова, 1972а, б, 1975; Филимонова, Куликова, 1974, 1984; Куликова, Щурова, 1980; Лазарева-Кустовлянкина, 1980, 1984, 1986, 1990б, 1992; Николаев, 1980; Куликова, 1982, 1986, 1990, 1992). Особый интерес представляет изучение зоопланктона прибрежной зарослевой зоны, которая занимает небольшую часть акватории озера (0.2%), однако до настоящего времени исследована фрагментарно (Смирнова, 1975).

В изучении зоопланктона Онежского озера за длительный период не было единой методики, разной была степень детализации в определении видового состава, часто отсутствовали количественные показатели, существовала большая разорванность в наблюдениях во времени, что создает значительные трудности при сопоставлении результатов исследований разных лет. Помимо этого, для оценки процесса эвтрофикации в связи с возрастающим воздействием антропогенных факторов явно недостаточно сравнительных количественных показателей продуктивности зоопланктона с длительным рядом наблюдений, которые существуют, например, для белорусских и карельских (Сямозеро и Пертозеро) озер, а также Красного, Байкала и Севана, ряда волжских водохранилищ.

Исследования на всей акватории озера, включая и крупные заливы, основывались главным образом на материалах рейсовых сезонных комплексных съемок, что не позволяло составить детальную характеристику сезонной динамики зоопланктона, оценить годовой ход биопродуктивности. Отметим, что подобные данные для сравнительно не-

больших водоемов Карелии (Сямозеро, Пертозеро, Водлозеро) появились в 80-е годы (Горбунова и др., 1973; Новосельцев, 1983; Бушман и др., 1986; Русанова и др., 1986; Тимакова, 1997). К работам указанного направления следует отнести и ежедекадные исследования (1977-1979 гг.) в одном из самых глубоководных районов Онежского озера - заливе Большое Онего - на нескольких станциях, характеризующих различные биотопы (Куликова, 1982; Лазарева-Кустовлянкина, 1982, 1990б). Полученные здесь данные могут быть с известным приближением распространены и на центральную часть озера. В 1988-1993 гг. такого рода исследования (ежемесячные) были продолжены не только в этом районе, но и в крупных заливах, испытывающих интенсивную антропогенную нагрузку, - Петрозаводской и Кондопожской губах, Повенецком заливе (Куликова, 1992; Куликова, Сярки, 1989, 1993).

Несмотря на сравнительно высокую степень изученности зоопланктона Онежского озера, в силу сложности лимнологической структуры и гетерогенности экосистемы водоема ряд вопросов остается все еще слабо разработанными. Это относится к оценке роли зоопланктона в целом и отдельных его составляющих, в частности, мелкоразмерной фракции (микрозоопланктон) в экосистеме озера, функциональным связям между элементами экосистемы, зависимости продукционных процессов от абиотических факторов.

Сведения о протозойном планктоне озера до недавнего времени были очень немногочисленны. Известны лишь две ранние работы, в которых упоминается несколько видов простейших. Это *Epistylis* sp., обнаруженный в сетных пробах зоопланктона Петрозаводской губы А.К.Линко (1898), и несколько видов корненожек, относящихся к донным формам и отмеченных Г.Н.Гассовским (1936). Впервые целенаправленные исследования были выполнены в 1966-1968 гг. С.И.Мажейкайте в составе Онежской комплексной экспедиции Лаборатории озероведения АН СССР. На основании материала, собранного по всему озеру (около 1000 проб), ею приводится список, включающий 96 видов (в том числе 86 инфузорий, 6 корненожек и 4 солнечника), характеристика массовых форм, их численность и распределение (Мажейкайте, 1972). К сожалению, автор уделит мало внимания динамике численности и биомассы протозойного планктона в целом.

Долгое время оставалась слабо изученной и фауна коловраток Онежского озера (Кутикова, 1965). Методика сборов, обычно планктонной сетью с довольно редким ситом, не позволяла учесть весь ее видовой состав, получить достоверные количественные характеристики. Лишь в 70-е годы в связи с изучением влияния загрязнений на водое-

мы возрос интерес к этой группе организмов (Филимонова, Куликова, 1974, 1984; Филимонова, 1975, 1976; Филимонова, Круглова, 1994).

Предметом обсуждения в данной работе является сообщество зоопланктона в целом как совокупность составляющих его компонентов - простейших, коловраток и ракообразных, существующих не изолированно, а тесно взаимодействующих как внутри единого сообщества, так и с другими элементами экосистемы водоема.

Авторы считают своим долгом поблагодарить докт. биол. наук З.С. Кауфмана, докт. биол. наук С.П. Китаева, заведующего лабораторией гидробиологии СевНИИРХ Г.Е.Новосельцева за ценные советы и замечания при обсуждении рукописи. Особую признательность авторы выражают научному сотруднику Института Т.Н.Поляковой и коллегам по Онежской экспедиции З.Г.Костюковой и М.М.Закурдаевой за помощь и поддержку в выполнении данной работы, а также канд. биол. наук Т.М.Тимаковой за возможность использовать в работе ее данные.

Лимнологическая характеристика озера

Онежское озеро, одно из Великих озер мира, является вторым по величине в Европе после Ладожского. Площадь его водной поверхности составляет почти 10 тыс. км², протяженность с севера на юг - 290, с востока на запад - 82 км. Объем водной массы в озере достигает 291.2 км³, средняя глубина - 30, максимальная - 120 м. Преобладают глубины от 20 до 60 м (57% площади). Литоральная зона с глубинами до 10 м занимает около 10% площади зеркала (Ефремова, 1990).

Озерная котловина имеет сложную структуру, что определяет различие форм береговой линии и рельефа дна. Северная часть озера сильно изрезана, здесь расположено множество губ и островов. Именно в этом районе находятся максимальные глубины и впадины глубже 80 м. Центральная и южная части озера имеют ровный рельеф дна со средними глубинами около 30 м. Литоральная зона в связи с особенностями морфометрии слабо выражена.

В озеро впадают 1152 реки, из которых лишь 52 имеют длину более 10 км. Наиболее крупные притоки - реки Водла, Шуя, Суна, Андома (60% общего притока). Средний многолетний годовой сток в озеро, которое является водохранилищем, равен 17.8 км³, площадь водосборного бассейна - более 66 тыс. км².

Озеро относится к крупным холодноводным водоемам умеренной зоны и дважды в год - весной и осенью - интенсивно перемешивается от поверхности до дна. Ледовый покров образуется в декабре-январе и разрушается в апреле-мае. Весеннее прогревание начинается в губах и мелководных районах, образующийся термобар продвигается в центральный район до третьей декады июня. Период прямой стратификации длится около 4 месяцев. Температура в поверхностных слоях может достигать 20-25°C, слои воды глубже 30 м редко прогреваются выше 6-8°C. Охлаждение происходит в начале августа, осенняя гомотермия возникает в конце октября-ноября. Профундаль озера покрыта мощным слоем гипolimниона.

Онежское озеро, как и другие большие озера, характеризуется хорошо выраженной лимнической гетерогенностью. Она обусловлена

большими размерами, сложной формой - сильной изрезанностью береговой линии в северной и северо-западной частях, особым геологическим строением котловины, неравномерным распределением речного стока, различной антропогенной нагрузкой.

Фактором, играющим важную роль в формировании экосистемы озера, является, несомненно, специфика химического состава его вод. Онежская вода (прежде всего Центральное Онего, Большое и Малое Онего, Большая губа Повенецкого залива, Уницкая и Лижемская губы) характеризуется уникальными природными качествами. Так, минерализация воды отличается низкими значениями (33-36 мг/л), что в 1.5 раза ниже таковой в Ладожском озере, в 3 раза в Байкале, в 5-7 раз меньше, чем в озерах умеренной зоны. Вода малоокрашена, бедна биогенными элементами, особенно минеральными формами азота и фосфора (1-3 мкг/л), хорошо насыщена кислородом (90-105%), высоко прозрачна (4.3 м). Химический состав воды отличается сравнительным постоянством и небольшой амплитудой внутригодовых и межгодовых колебаний (Пирожкова, 1990).

Большие губы и заливы озера, в первую очередь Петрозаводская и Кондопожская, испытывают интенсивное антропогенное воздействие. С одной стороны, они находятся под влиянием притоков, несущих богатую органикой и биогенными веществами воду, с другой - сброса больших объемов промышленных, бытовых и сельскохозяйственных стоков, содержащих загрязняющие (в том числе нередко токсической природы) и эвтрофирующие вещества.

Так, на состав воды Петрозаводской губы (площадь водной поверхности 125 км², средняя глубина 18.2 м) существенно влияет сток р.Шуи, годовой расход которой в 1.5 раза превышает объем водных масс губы (Лифшиц, 1980). Кроме того, в губу (в ее юго-восточную часть) сбрасываются после биологической очистки промышленные и хозяйственно-бытовые стоки города Петрозаводска (около 50 млн м³ в год). Воды р.Шуи имеют низкое качество, отличаются высокой цветностью, содержат гумусовые вещества болотного происхождения, на водосборе испытывают сильное антропогенное воздействие. Наибольшее влияние шуйских вод проявляется весной, когда они заполняют почти всю губу, а термобар, существующий в это время, препятствует их выходу в открытое озеро. В это время воды характеризуются высокими величинами цветности (120 град.), перманганатной окисляемости (9-16 мгО/л), БПК₅ (до 27 мгО₂/л), взвешенных веществ (1.2-3.6 мг/л). С удалением термического бара трансформированные воды распространяются в озеро, где их влияние прослеживается вдоль юго-

западного побережья на значительном расстоянии. В меженные периоды губу заполняют трансформированные озерные воды (Петров, 1990; Пирожкова, 1990).

На химический состав водных масс Кондопожской губы (площадь водной поверхности 340 км², максимальная глубина 82 м) сильное влияние оказывают сточные воды (около 80 млн м³ год) одного из крупнейших в стране ЦБК (Гершензон, 1986). Комбинат проработал без очистных сооружений почти 33 года. Биологические очистные сооружения были построены лишь в 1982 г. Водные массы губы в какой-то мере справляются с минеральными, взвешенными, биогенными и лабильными органическими веществами, но полностью не очищаются от стойких органических веществ (лигносульфонаты, таниды, нефтепродукты). В силу низких температур воды минерализация органических веществ происходит крайне медленно, что ведет к их накоплению, особенно в период ледостава. На окисление органических веществ из воды извлекается значительное количество кислорода, в придонных слоях - иногда полностью, где и возникают анаэробные очаги (Пирожкова, 1990). Весной в результате вертикальной конвекции эти вещества распределяются в водной толще, течениями они разносятся по всей акватории губы и выносятся в открытую часть озера. Летом трансформированные воды сосредотачиваются, как правило, в верхних слоях (Бояринов, 1986).

Современное состояние экосистемы сложилось в результате длительного взаимодействия естественных и антропогенных факторов. Лимническая неоднородность озера обуславливает и неравномерность распределения планктонных сообществ. Так, общая численность бактерий в его центральной глубоководной части составляет 0.4-0.7 млн кл./мл (гетеротрофов менее 0.02%), а биомасса - 0.2 г/м³. Невысокие показатели определяются малым количеством лабильного ОВ, которое вследствие низкой температуры воды утилизируется крайне медленно. Развитие бактерий базируется преимущественно на автохтонном органическом веществе, в результате чего невысок и уровень их продукции (18.0-56.0 мгС/м² · сут.). Бактериопланктон в Петрозаводской и Кондопожской губах по структурным и функциональным показателям существенно отличается от такового в открытых районах озера. Его общая численность варьирует в пределах 0.4-3.9 млн кл./мл, биомасса - 0.9-8.9 г/м³. Количество гетеротрофов возрастает до десятков тысяч колоний в 1 мл (около 0.1%). Аэробная деструкция ОВ в среднем за вегетационный сезон составляет 0.2-0.3 мгС/л · сутки, что почти в пять раз превышает интенсивность минерализации органического вещества в

открытой части озера (Филимонова, Федорова, 1980; Филимонова, 1990; Вислянская и др., 1995, 1996; Тимакова и др., 1996).

Состав фитопланктона, в котором наиболее разнообразно представлены диатомовые, зеленые, синезеленые и золотистые водоросли, по всей акватории озера довольно однороден. Набор руководящих форм его сезонных комплексов почти идентичен, различия лимнологических факторов в разных районах сказываются главным образом на динамике сообщества и уровне его количественного развития. Альгоценоз открытой части (центральный плес, залив Большое Онего) представлен в основном диатомово-золотистым комплексом с доминированием *Aulacosira islandica* f. *helvetica*, которая и определяет продукционный потенциал водоема. Недостаток биогенных элементов ограничивает развитие фитопланктона. Его численность и биомасса ($0.1-0.6$ г/м³) невелики, а такие показатели, как величина первичной продукции (80 мгС/м² сут.), содержание хлорофилла ($0.40-2.5$ мг/м³) свидетельствуют о низком уровне фотосинтетических процессов. В Петрозаводской и Кондопожской губах все количественные показатели (биомасса, продукция, хлорофилл) увеличиваются в среднем в 2-3 раза. При этом меняется и структура ценоза - повышается роль синезеленых (*Coelosphaerium*) и хлорококковых (*Ankistrodesmus*) водорослей, возрастает таксономическое разнообразие эвгленовых (Вислянская, 1990; Тимакова и др., 1996).

Южная часть озера находится под влиянием стока рек Андомы и Вытегры, тем не менее за счет хорошего водообмена с центральным плесом здесь нет явных признаков эвтрофирования. Качественный состав биоценозов при несколько более высоком уровне их развития сходен с таковым в центральном районе.

Следует отметить, что за последнее десятилетие значительно увеличилась продуктивность биоценозов, в частности, фитопланктона в заливе Большое Онего - в 2-3 раза, в губах - в 4-7 раз. Показательно значение бактериопланктона в образовании органического вещества в водоеме. Оно составляет до 3-11% от продукции фитопланктона на единицу площади. Бактериальная продукция в наиболее загрязненных участках губ ($100-200$ мгС/м² · сут.) соизмерима и даже превосходит первичную, что свидетельствует о доминирующей роли аллохтонного органического вещества в бактериосинтезе и высокой значимости бактериального звена в развитии последующих трофических звеньев (Тимакова и др., 1996).

Наши исследования 1992-1996 гг. показали, что процесс эвтрофирования, развиваясь в губах, захватывает и центральную часть озера

(Вислянская и др., 1995, 1996). Так, в периоды повышенной динамики водных масс (начало вегетационного сезона) увеличивается численность бактериопланктона, особенно его гетеротрофной составляющей, в глубинных слоях периферийной части центрального плеса. Среди других видов фитопланктона все большее распространение в этом районе получает *Tribonema affine* - характерный представитель вод повышенной трофности (до 90 тыс. кл./л и 0.08 г/м³). В зоопланктонном сообществе значительна доля коловраток (более 60% общей численности и около 20% биомассы). В состав доминирующих видов среди них входит *Asplanchna priodonta*, эпизодические всплески которой наблюдаются в мезотрофном по всем показателям Ладожском озере (Смирнова, 1972). Возрастание уровня развития бентоса (в 3 раза за последнее десятилетие) предполагает накопление здесь органического вещества. В целом количественные показатели планктонных и бентических сообществ еще не выходят за пределы возможных для олиготрофного водоема (Китаев, 1984), но факт существования превышения среднего уровня, а также изменения в структуре биоценозов позволяет предположить наступление ранней стадии антропогенной эвтрофикации.

Исходный материал и методика исследований

В основу работы положен материал, полученный за многолетний период в составе экспедиций Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН в ходе сезонных комплексных съемок в 1968-1969, 1976 и 1981 (Петрозаводская губа и прилегающий к ней район озера), 1982, 1984 (Кондопожская губа), 1966-1967, 1988 (Повенецкий залив), 1978, 1981, 1984-1987, 1990 (центральный плес озера), 1980-1983 (Южное Онего), 1993-1995 (мониторинг на всей акватории озера) годах.

В течение вегетационных сезонов 1977-1979 гг. проводились стационарные ежедекадные (с июня по октябрь) исследования на постоянных станциях, характеризующих различные биотопы залива Большое Онего (Куликова, 1982; Лазарева, 1982). С 1988 по 1993 г. съемки

выполнялись ежемесячно (обычно в первой декаде каждого месяца) не только в заливе Большое Онего (ст. 1, средняя глубина 82 м), но и в крупных заливах озера. В Петрозаводской губе - на постоянных станциях, характеризующих пелагическую зону: ст. 11 - в центральной части (23 м) и ст. 15 - на выходе в озеро (26 м); в Кондопожской губе - ст. 18 - в центральной глубоководной части (средняя глубина 73 м), ст. 24 - на выходе в открытое озеро (24 м), ст. 8 - в вершинной части, в районе сброса сточных вод Кондопожского ЦБК (14 м). Схема станций показана на рис. 1.

Пробы протозойного планктона отбирали по горизонтам однолитровым батометром Рутгнера. Для лучшей сохранности их содержали в термосах и обрабатывали в течение ближайших 4-6 часов. Подсчет, определение и измерение организмов проводили на живом материале с предварительной концентрацией проб (0.25-1.0 л до 10 мл, мембранный фильтр № 6) без вакуума. Ядра подкрашивали ацетокармином. Объемно-весовые характеристики простейших частично определяли методом геометрического подобия при допущении, что удельная масса их тела равна единице (1 мг/мм³), частично заимствовали из литературы (Щербаков, 1963; Эггерт, 1971; Лукьянович, 1973; Хлебович, 1976; Мамаева, 1979).

Пробы метазойного зоопланктона отбирали количественной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 18 и 25 см, сито № 55) фракционно по слоям (5-0, 10-5, 25-10, 50-25, 75-50, 100-75 м), на стационарных станциях - с выделением трех фракций (5-0, 10-5 м и от дна до 10 м, при этом последняя проба отбиралась как интегральная из слоев 25-10, 50-25, 75-50, 100-75 м).

Известно, что самый простой и широко распространенный сетной метод сбора зоопланктона не обеспечивает получения достоверных данных о численности особей. Так, большая часть коловраток из-за очень мелких размеров проходит, часто в значительных количествах, сквозь сеть даже из плотного сита. В результате представление о зоопланктоне, соотношении в нем основных систематических групп, а также соотношение отдельных видов в самой группе коловраток не соответствует реальной картине в водоеме. В связи с этим возникает необходимость пересчетных коэффициентов (Телеш, 1986, 1987; Силина, 1987; Вирро, 1989; Матвеева, 1989). Проведенное нами сравнение уловистости сетей и осадочного метода показало, что максимальное расхождение в численности наблюдалось у *Polyarthra* (*P. major*, *P. dolichoptera*), *Keratella cochlearis*, *Synchaeta* (в 14-25 раз). Подобную закономерность подтверждают и названные выше авторы.

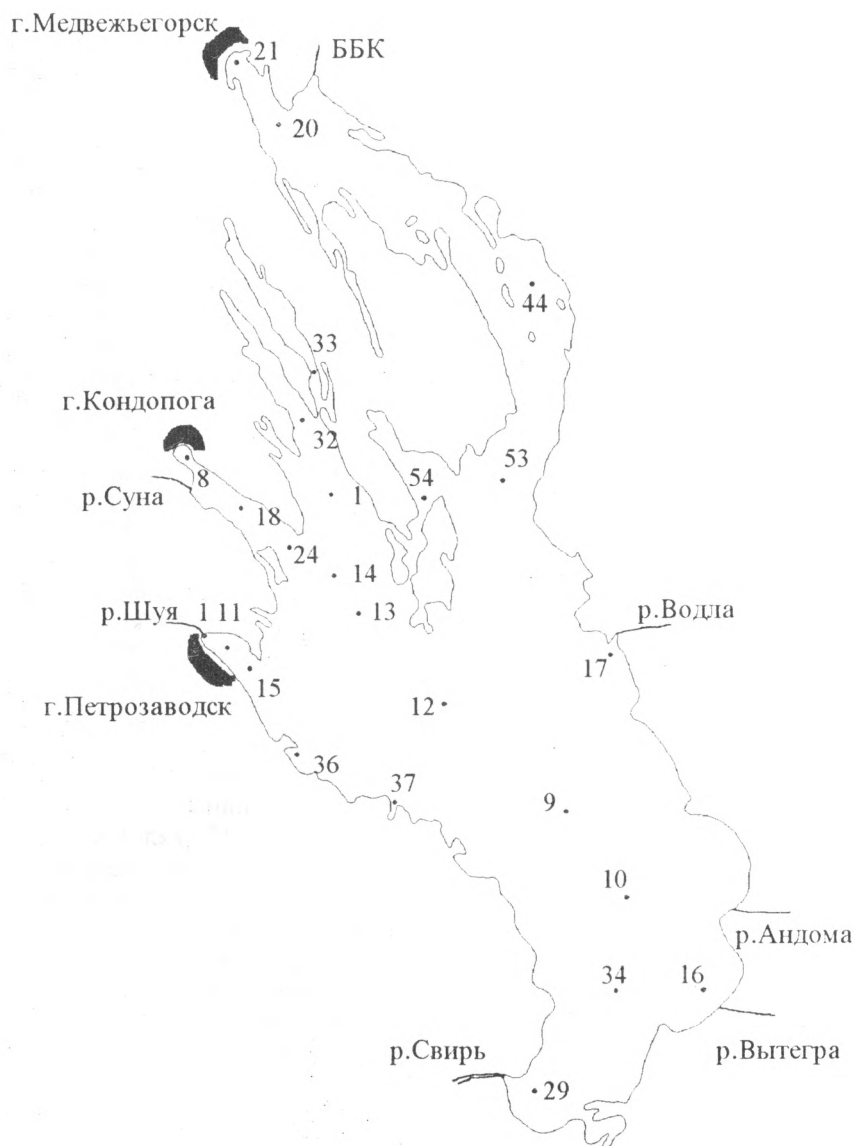


Рис.1. Карта-схема Онежского озера

В наших исследованиях коловратки учитывались в пробах осадочного планктона - в 1 л из интегральной пробы, отобранной через 1 м в каждом из двух верхних слоев (эпилимнион) воды (5-0 и 10-5 м). Для адекватного отражения видового состава, улова видов с низкой численностью, а также крупных по размеру их параллельно просчитывали и в сетных пробах. Пробы фиксировали формалином и отстаивали в течение 7-10 дней.

Обработка проб велась в камере Богорова по стандартной методике (Киселев, 1969). Копепод просчитывали по размерно-возрастным группам: младшие копепоидиты (I—III стадии), старшие копепоидиты (IV-V стадии), самцы, самки, самки с яйцами. Кладоцер подразделяли на самцов, самок, самок с яйцами и эмбрионами, молодых самок и эмбрионов. Крупные коловратки из рода *Asplanchna* делились на три размерные группы. Проводилось измерение организмов; индивидуальные веса ракообразных с учетом каждой размерно-весовой группы, представленные в сводке Т.П.Куликовой, М.Т.Сярки (1994), рассчитаны по формулам связи веса тела и длины (Балушкина, Винберг, 1979). Для расчета индивидуального веса коловраток использовано уравнение изометрического роста (Горбунов, 1983; Методические рекомендации..., 1984).

При определении продукции применен физиологический способ расчета по уравнению балансового равенства (Методы..., 1968; Хлебович, 1983, 1986; Методические рекомендации..., 1984). Величина K_2 принята равной для простейших 0.46, коловраток - 0.40, *Asplanchna* - 0.30, кладоцер - 0.35, копепод - 0.25. Дыхание популяций рассчитывали по уравнению связи интенсивности обмена с массой тела (Сугцена, 1972; Галковская, 1980; Хлебович, 1986). Калорийность 1 мг сырого веса принимали равной 0.50 кал, а для *Asplanchna* - 0.30 кал. К хищникам относили всех взрослых и старшие возрастные стадии циклопов и копепод (*Eurytemora*, *Heterocope*), крупных кладоцер (*Leptodora*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*), половину популяции *Asplanchna* (за исключением мелких особей), а также половину популяций факультативно-хищных инфузорий: *Amphileptus trachelioides*, *Bursaridium pseudobursaria*, *Bursella spumosa*, *Bursella sp.*, *Didinium nasutum*, *Dileptus anser*, *Paradileptus conicus*, *Tenthophrys trisulca*, *Trachelius ovum*, *Spathidium latum*, *Spathidium sp.* Продукция ракообразных рассчитывалась для каждой размерно-возрастной группы, затем данные по видам и группам в пробе суммировались. Принималось во внимание, что взрослые рачки копепод не растут и, следовательно, не образуют соматической продукции. Аналогично вычислялись показатели деструкции и рационов. Продукция по станциям определена как взвешенная по слоям и для всего столба во-

ды под 1 м². Ее величина за вегетационный сезон рассчитана как площадь, ограниченная осями координат и кривой сезонного изменения суточной скорости образования продукции.

Рацион простейших находили по уравнению связи скорости потребления пищи с массой их тела (Хлебович, 1986). Усвояемость пищи для мирного и хищного планктона взята равной соответственно 0.6 и 0.8. Температурную поправку вносили из расчета $Q_{10} = 2.25$. Длительность вегетационного периода составляла 4 месяца (120-130 сут.).

В работе использованы символы и обозначения, принятые в литературе (Обозначения, единицы измерения., 1972). Вычисления всех необходимых показателей (численность, биомасса, продукция и т. д.) сделаны по собственной программе на ПЭВМ (Сярки, 1996).

Видовую принадлежность простейших устанавливали по руководствам А.Каля (Kahl, 1930-1935), Н.С.Гаевской (1949), Ф.П.Чорика (1968), С.И.Мажейкайте (1972, 1977), Н.В.Мамаевой (1979). Для таксономической классификации инфузорий принята система Корлиса (Corliss, 1979). Для коловраток в настоящее время характерна нестабильность классификации и номенклатуры, что объясняется как недостаточной изученностью группы, так и противоречиями в понимании эволюции и филогении (Кутикова, 1985). Ряд авторов рассматривает их как отдельный тип (Малахов, 1980; Барнс и др., 1992). Мы придерживались классификации Л.А.Кутиковой (1970). Идентификация видов ракообразных сделана по определителям: *Cladocera* - Е.Ф.Мануйловой (1964), Н.Н.Смирнова (1971), А.Л.Бенинга (1941), *Copepoda* - В.М.Рылова (1930, 1948).

.....

Фаунистический состав зоопланктона

.....

Списки видового состава зоопланктона озера с описанием места нахождения, пространственного распределения, элементов экологии, сезонной динамики численности и биомассы отдельных видов приводились в работах С.И.Мажейкайте (1972), Т.С.Смирновой (1972б), З.И.Филимоновой (1975). Дальнейшие исследования позволили расширить этот перечень. Он пополнился в основном за счет малочисленных форм, присутствующих в планктоне кратковременно и разви-

вающихся на локальных участках. Так, среди инфузорий нами впервые были отмечены 27 таксонов, в том числе единичные экземпляры *Campanella umbellaria*, *Carchesium polypinum*, *Epistylis plicatilis*, *Halteria grandinella*, *Homalozoon vermiculare*. Такая крупная инфузория, как *Bursaria truncatella*, численностью от 2 до 20 экз./л, была обнаружена лишь в вершинной части Кондопожской губы (март 1984, начало июня 1982 и 1984 гг.). В поздневесенний период чаще в небольшом количестве, но иногда и в значительном (до 400 тыс. экз./м³, июнь 1982 г., Кондопожская губа) наблюдалось развитие свободноплавающей формы из рода *Vorticella* *V. natans*. Внешне от *V. majori*, указанной ранее (Мажейкайте, 1972) как единственной свободноплавающей формы в планктоне Онежского озера, *V. natans* отличается более крупным зондом, имеющим характерный изгиб у основания довольно длинного стебелька, который при сокращении образует не одну широкую петлю, а скручивается в плотную спираль. В летние месяцы довольно часто встречались такие сравнительно мелкие и немногочисленные представители из рода *Spathidium*, как *S. latum* и *S. spathula*. На отдельных участках, особенно испытывающих значительное антропогенное воздействие, помимо *Paramecium caudatum* развивались *Colpidium colpoda* (март, апрель), *Colpoda steini* (июнь-октябрь). Большую роль в формировании и обогащении видового разнообразия зоопланктона играют притоки озера, как крупные (Шуя, Суна, Водла, Андома), так и мелкие (Кумса, Нелекса, Филиппа, Лососинка) (Куликова, Сярки, 1988, 1990; Кустовлянкина, 1990а; Филимонова, Круглова, 1994).

К настоящему времени в составе зоопланктона Онежского озера, согласно собственным и литературным данным, выявлено 350 таксонов рангом ниже рода, в том числе к простейшим относится 138 (инфузории - 128, солнечники - 4, корненожки 6), к коловраткам - 113, ракообразным - 99, из них *Cladocera* - 67 и *Copepoda* - 32 (*Calanoida* - 5, *Cyclopoida* - 24, *Harpacticoida* - 3) (Приложение).

По видовому составу зоопланктон озера довольно однороден, в нем в основном представители фауны северных широт (фенноскандинавский комплекс). За годы исследований состав его в целом не изменился. Сохраняется и доминирующий комплекс видов.

Для водоемов умеренных областей характерно, как известно, наличие двух комплексов зоопланктона - холодноводного и тепловодного. Различия в условиях обитания оказывают влияние как на доминирование определенных видов и групп, так и на их соотношение. Так, среди инфузорий можно выделить группы постоянно присутствующих в водоеме форм (эвритермные) и появляющихся в определенные пе-

риоды - весной, в меньшей степени осенью (холодноводно-стенотермные) и летом (тепловодно-стенотермные). К первым (круглогоричным) относятся *Tintinnidium fluviatile*, *T. pusillum*, *Tintinnopsis cratera*, *Lembadion luceus*, *Strombidium viride*, *Strobilidium velox*, *Urotricha pelagica*. Вторую группу - виды, развивающиеся в водоеме с ранней весны до конца июня, а иногда до середины июля (в зависимости от тепловодности года), - составляют преимущественно крупные инфузории фитофаги и хищники: *Stokesia vernalis*, *Marituja pelagica*, *Cyclotrichium viride*, *Bursella spumosa*, *Teuthophrys trisulca*. Только в летний период в массе развивается *Vorticella anabaena*, в меньшем количестве - *V. sphaerica*, *V. conochili*, *V. fasciculata*, *Epistylis rotans*, *Spatnidium latum*.

При значительном видовом разнообразии протозойного планктона к доминирующему комплексу можно отнести *Urotricha pelagica*, *Tintinnidium fluviatile*, *T. fl. var. cylindrica*, *T. pusillum*, *Tintinnopsis cratera*, *Lembadion lucens*, *Strombidium viride*, *S. mirabile*, *Amphileptus trachelioides*, *Stentor roeseli*, *Stokesia vernalis*, *Vorticella anabaena*, *Holophrya nigricans*.

Из коловраток в состав руководящих видов сообщества входят *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra dolichoptera*, *Conochilus unicornis*.

Среди ракообразных по числу видов больше всего кладоцер. В то же время, если иметь в виду систематическую принадлежность доминирующих видов, то оказывается, что преобладающими являются копеподы. Среди них массового развития достигают *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops oithonoides* и *M. leuckarti*, *Eurytemora lacustris*, *Heteroscope appendiculata*. Значительную роль, особенно в пелагиали озера, играют реликтовый рачок *Limnocalanus grimaldii var. macrurus* и *Cyclops abyssorum* (холодноводный комплекс). Из кладоцер к самым обычным видам относятся *Daphnia cristata*, *Bosmina obtusirostris lacustris*, *Holopedium gibberum*, *Chydorus sphaericus*, *Limnospira frontosa*, *Leptodora kindtii*.

Экология и сезонная динамика массовых видов

Краткая характеристика обилия основных видов инфузорий, их распределение по акватории озера представлены

ранее в публикациях С.И.Мажейкайте (1972, 1975). Мы в своей работе больше внимания уделили изучению динамики протозойного планктона в целом, а также основных его видов.

Наиболее полно ход развития инфузорий (более 20 сроков с июня по октябрь) дробно по вертикали (0,5, 2, 4, 6, 8, 10, 15, 20, 29 м) был прослежен в 1977 г. на 30-метровой станции в глубоководном заливе Большое Онего. В доминирующий комплекс, как и в других районах

озера, входили *Vorticella anabaena*, *Lembadion lucens*, *Urotricha pelagica*, *Tintinnopsis cratera*, *Tintinnidium pusillum*, *T. fluviatile*, *T. fluviatile f. cylindrica*, *Strombidium viride*, *S. mirabile*. Они составляли в среднем за вегетационный период около 70% суммарной численности простейших (табл. 1).

Таблица 1

Численность (тыс. экз./м³) и относительное значение массовых видов протозойного планктона (%) в заливе Большое Онего (среднее за вегетационный сезон)

В и д	Численность		%	
	Среднее	Колебания	Среднее	Колебания
<i>Vorticella anabaena</i>	37.6	0.3-123.2	27.1	0.4-67.1
<i>Lembadion lucens</i>	14.2	1.1-40.1	10.9	0.4-32.1
<i>Urotricha pelagica</i>	10.4	0.2-35.4	8.4	0.1-17.0
<i>Tintinnopsis cratera</i>	8.2	0-18.4	6.3	0-17.6
<i>Strombidium viride</i>	5.2	0.1-11.4	4.2	0.3-14.3
<i>Tintinnidium fluviatile</i>	4.2	0-17.2	3.4	0-13.1
<i>T. fluviatile. f. cylindrica</i>	4.4	0-26.1	3.5	0-19.5
<i>T. pusillum</i>	4.0	0-12.7	3.2	0-18.0
<i>Strombidium mirabile</i>	2.3	0-7.3	1.8	0-4.4

В формировании биомассы, особенно в весенний и поздневесенний периоды (июнь-середина июля), основную роль играют крупно-размерные инфузории, такие как *Amphileptus trachelioides* (8—50%) и *Stentor roeseli* (18-51%).

По вертикальному распределению среди массовых видов, несмотря на большой разброс показателей плотности на отдельных горизонтах в разные сроки, можно довольно четко выделить три группы (табл. 2). Относительно равномерно в толще воды - от поверхности до дна - развиваются *L. lucens*, *T. pusillum*, *T. fluviatile* и *T. fluviatile f. cylindrica*. Примерно в 2 раза ниже содержание в слое 20-29 м *T. cratera*, *U. pelagica* и *S. roeseli*. Преимущественно в верхнем слое (0-10 м) развиваются *S. viride*, *S. mirabile*, *A. trachelioides*, а также *V. anabena*, которая поселяется на ценобиях водоросли *Anabaena* (рис. 2).

В ходе сезонного развития круглогодичные формы *L. lucens* и *U. pelagica*, при сравнительно высокой численности во второй половине июня, достигают максимальных показателей к середине июля (соответственно 40.1 и 35.4 тыс. экз./м³). За снижением обилия в августе отмечается второй, несколько ниже летнего, осенний подъем (соответственно 35.1 и 20 тыс. экз./м³ в середине сентября-октября). У *S. viride* и *S. mirabile* наибольшая численность наблюдается, как правило, в первой половине июля (соответственно до 11.4 и 7.3 тыс. экз./м³ в среднем для станции и 30 и 18 тыс. экз./м³ в слое 0-10 м), а осенний подь-

ем численности выражен слабо. У *T. fluviatile* и *T. fluviatile f cylindrica*, напротив, осенний пик (до 17.2 и 26.1 тыс. экз./м³ в среднем для станции и до 25 и 40 тыс. экз./м³ в слое 0-10 м) превышает весенний в 2-5 раз. У *Tintinnidium pusillum* весенний (июнь) и осенний (октябрь), а у *T. cratera* весенний (июнь) и летний (август) подъемы численности были равновеликими, соответственно 11.7, 12.7 и 18.4, 17.4 (рис. 3).

Таблица 2

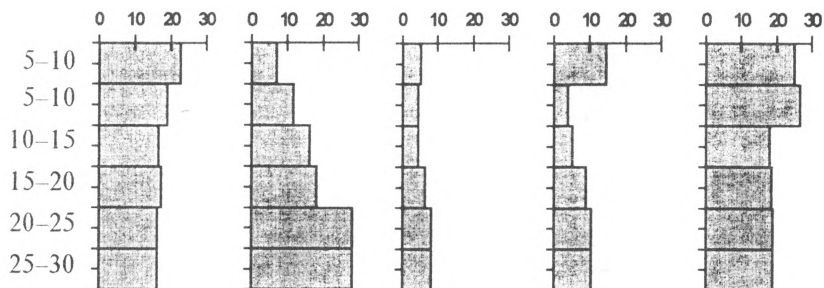
Вертикальное распределение массовых видов протозойного планктона (% от средней численности за сезон под 1 м²)

В и д	0—10 м	10-20 м	20-29 м
<i>Lembadion lucens</i>	29.3	31.6	38.9
<i>Tintinnidium pusillum</i>	36.0	35.5	28.5
<i>T. fluviatile</i>	45.3	25.6	29.0
<i>T. fluviatile f cylindrica</i>	41.3	28.2	30.4
<i>Tintinnopsis cratera</i>	42.6	39.9	17.5
<i>Urotricha pelagica</i>	43.0	38.0	19.0
<i>Stentor roeseli</i>	57.7	27.8	14.4
<i>Strombidium viride</i>	78.8	18.2	3.0
<i>S. mirabile</i>	84.3	9.1	6.6
<i>Vorticella anabaena</i>	89.0	9.6	1.4
<i>Amphileptus trachelioides</i>	78.7	14.7	6.6

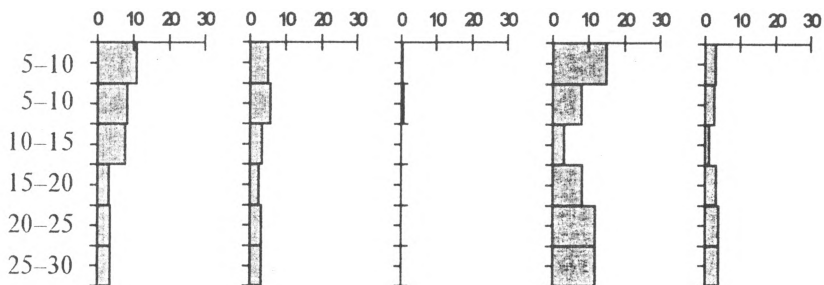
Представитель летнего комплекса простейших *Vorticella anabaena* появляется в планктоне во второй половине июня, достигает максимума к середине августа (123-290 тыс. экз./м³ в слое 0-10 м) и постепенно исчезает к концу сентября (рис. 2). *Amphileptus* и *Stentor*, которые определяют уровень биомассы протозойного планктона в позднелетний период, обычно высокой численностью не отличаются. Максимальная их плотность в начале июля составляет соответственно 9 и 2.6 тыс. экз./м³ в среднем для станции и 21 и 5 тыс. экз./м³ в слое 0-10 м. В августе-первой половине сентября оба вида отсутствуют, их единичные экземпляры появляются в конце сентября-октябре.

Наблюдения, выполненные в 1978-1979 гг. на других биотопах залива Большое Онего, показали, что в прибрежной зоне, особенно в мелководной закрытой литорали, рост численности инфузорий идет более интенсивно, благодаря чему они достигают пика численности раньше, чем в открытой части. При этом и максимальные показатели значительно выше. Так, здесь уже в середине июня отмечена наибольшая плотность *T. cratera* – до 746, *T. pusillum* – до 180, *U. pelagica* – до 140, *S. viride* – до 120 тыс. экз./м³. У *V. anabaena* пик численности в закрытой литорали приходится примерно на те же сроки, что и в открытой части, но по высоте он больше в 5-8 раз.

Lembadion lucens



Tintinnidium fluviatile



Urotricha pelagica

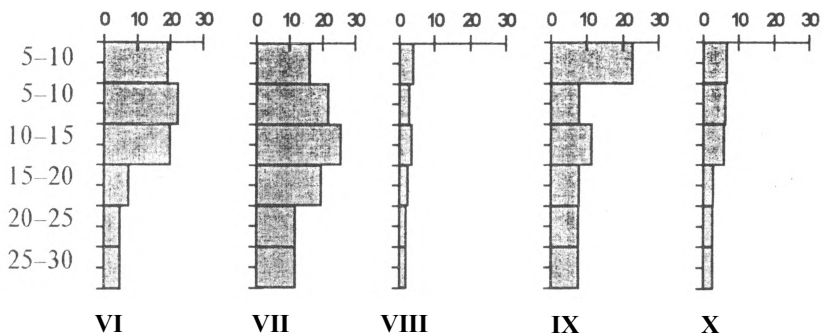
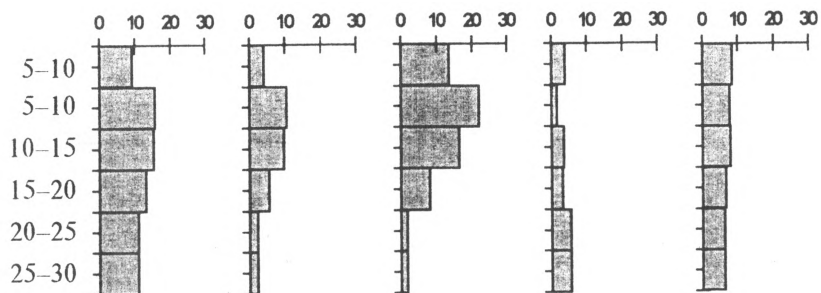
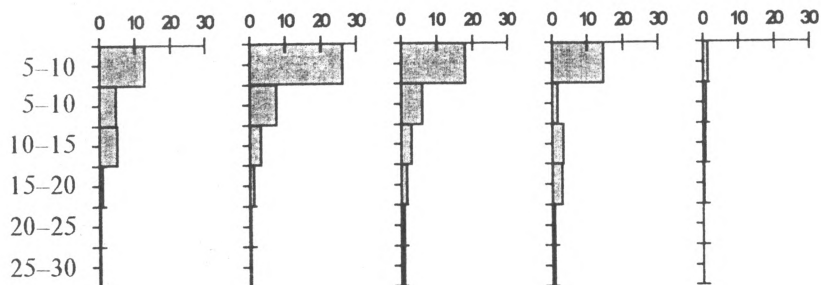


Рис. 2. Вертикальное распределение массовых видов

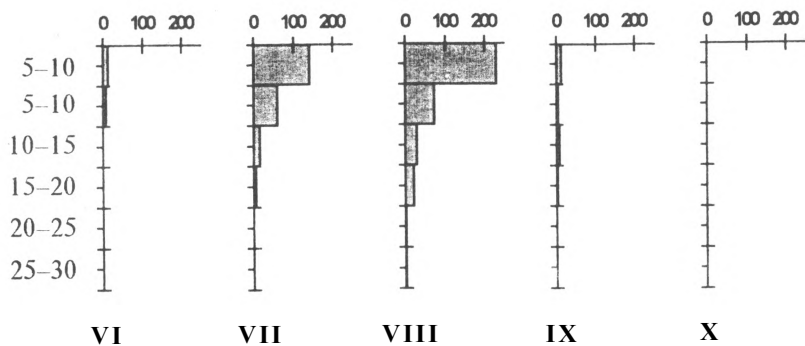
Tintinnopsis cratera



Strombidium viride



Vorticella anabaena



VI

VII

VIII

IX

X

протозойного планктона (численность, тыс. экз./м³)

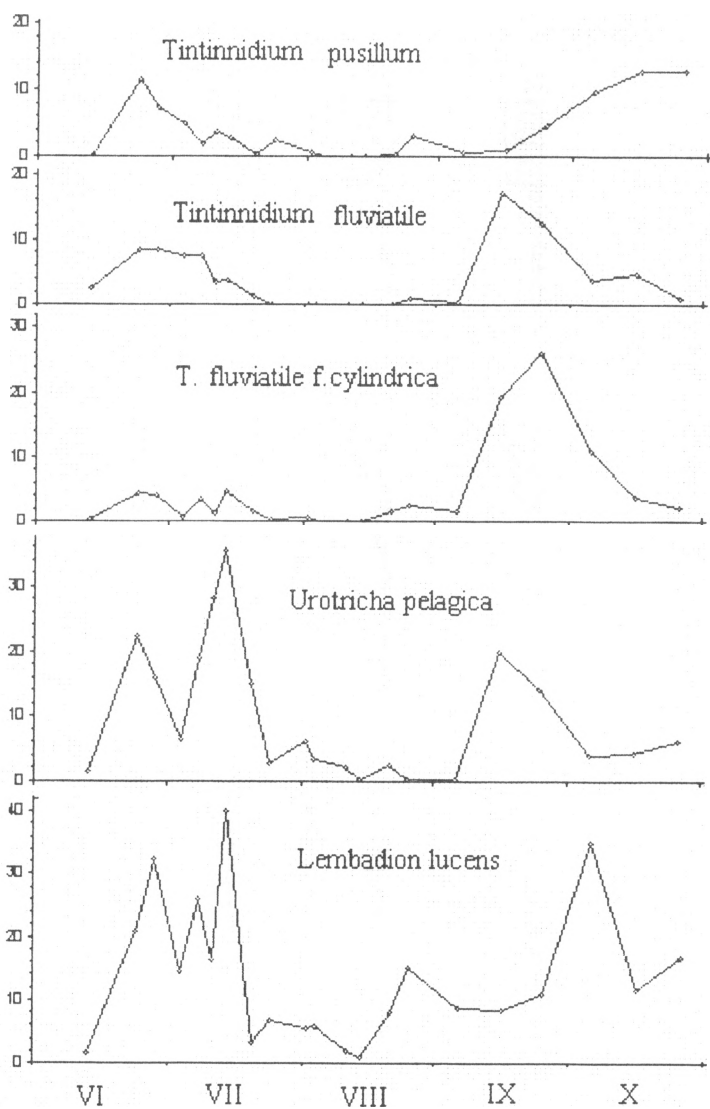
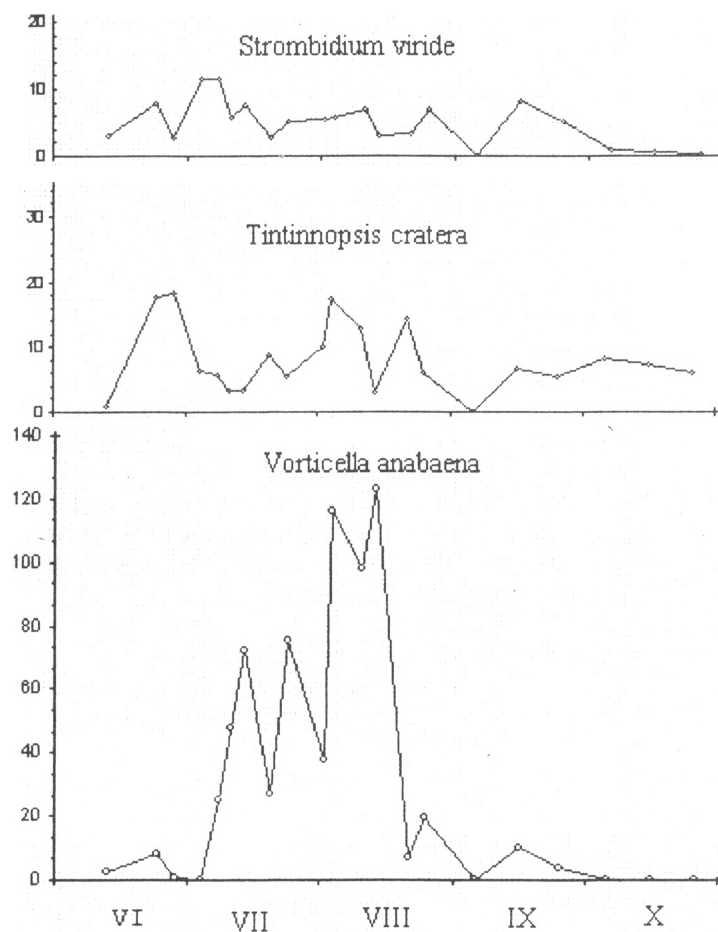


Рис. 3. Сезонное изменение численности (тыс. экз./м³)



массовых видов протозойного планктона

В центральном глубоководном районе (около 100 м) развитие инфузорий значительно запаздывает и, как правило, количественные показатели здесь ниже. Например, в 1979 г. наибольшая численность *U. pelagica* отмечена 20 августа - 50 тыс. экз./м³ (слой 0-10 м), в то время как в районе 30-метровой изобаты - 5 июля - 73, а в закрытой литорали - 15 июня - 140 тыс. экз./м³. Средняя за вегетационный период численность всех планктонных простейших в пелагиали, даже в более прогреваемом верхнем 5-метровом слое, в 3 раза ниже, чем в закрытой литорали (145 против 438 тыс. экз./м³).

Динамика развития видов-доминантов определяет общую картину сезонных изменений численности и биомассы протозойного планктона в целом. Максимум общей численности простейших наблюдается обычно летом и обусловлен массовым развитием эвритермных и теплолюбивых видов, в особенности *V. anabaena*. Максимум биомассы приходится на поздневесенний период и определяется развитием комплекса холодноводно-стенотермных крупных форм.

Из всего множества видов метазойного планктона можно выделить несколько явно превосходящих другие по количественным показателям и значению в его жизнедеятельности. Они образуют более 75% биомассы и продукции всего сообщества (табл. 3-5).

Коловратки - очень своеобразная группа зоопланктона. Их видовое разнообразие и обилие в водоеме определяется напряженностью конкурентных отношений за пищевые ресурсы, а также воздействием различных факторов среды. В благоприятных условиях, партеногенетически размножаясь, они быстро достигают высокой численности (до нескольких десятков и даже сотен тысяч экземпляров в 1 м³), а порой и биомассы (до 1 г/м³). Большинство видов имеют маленькие размеры и индивидуальный вес менее 1 мкг. Единственный крупный вид коловраток в Онежском озере из рода *Asplanchna* (*Asplanchna priodonta* Gosse и меньше *A. herricki* Guern.) играет существенную роль в планктонном ценозе. Обладая хватательным ротовым аппаратом, аспланхна потребляет различные виды растительного и животного корма, а также детрит. Крупные особи могут нападать на живую добычу, коловраток и даже рачков, например, босмин (Тимохина, 1983; Gilbert 1980), поэтому они составляют основную долю хищников среди коловраток. Численность *Asplanchna* местами весьма значительна и соизмерима с соответствующими величинами у кладоцер. Количественные показатели распределены очень неравномерно по районам озера и в течение вегетационного сезона (рис. 4). Максимальная численность наблюдается обычно в июле - 2.4 тыс. экз./м³ (до 12 тыс. экз./м³). Сезонная про-

дукция, создаваемая этим видом, колеблется от 2 до 10 ккал/м² и достигает максимальных значений (18 ккал/м²) в более теплые годы, а среди других районов озера - в Кондопожской губе (рис. 5). Сезонный Р/В-коэффициент изменяется от 3.6 до 7.8 (средний - 5.8).

Kellicottia longispina (Kellicott), один из самых распространенных видов, в планктоне Онежского озера обитает в течение всего года, но зимой она малочисленна. Обычно максимального развития *Kellicottia* достигает в июле-августе (5-20 тыс. экз./м³ и 2.5-6.7 мг/м³), а ее среднегодовая численность и биомасса (1-3 тыс. экз./м³ и 0.02-0.07 г/м³) вследствие неравномерного распределения на протяжении вегетационного периода невелики. Продукция за сезон составляет 0.15-1.00 ккал/м² (до 1.9 ккал/м²). Сезонный Р/В-коэффициент варьирует от 23.5 до 41.5 при среднем значении 31.4.

Высокую плотность имеют местами *Polyarthra dolichoptera* и *Keratella cochlearis* (табл. 3). Однако значительное число коловраток не достигает большой численности и не играет заметной роли в ценозе. Среди них выделим обычных обитателей пелагиали открытого озера и заливов колониальную форму *Conochilus unicornis* Rousselet и крупного *Bipalpus hudsoni* (Imhof), которые стали многочисленнее в последние годы.

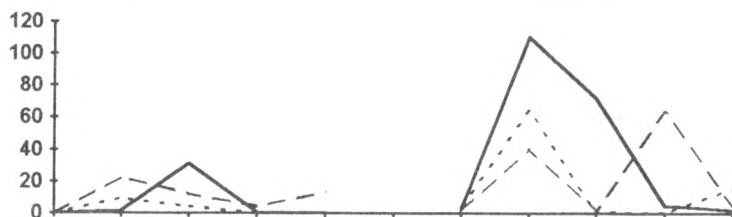
Таблица 3

Численность (экз./м³) и биомасса (мг/м³) массовых видов коловраток

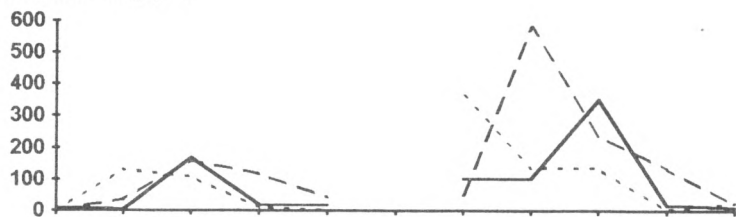
Год	Численность				Биомасса			
	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8
<i>Kellicottia longispina</i>								
1988	—	4300	2120	2980	—	1.3	0.6	0.9
1989	610	3240	2640	28700	0.2	1.0	0.8	8.6
1991	1140	2350	2600	1880	0.3	0.7	0.8	0.6
1993	640	2450	1630	7920	0.2	0.7	0.5	2.4
<i>Keratella cochlearis</i>								
1988	—	1250	1080	15820	—	0.3	0.2	3.2
1989	300	1830	2090	52380	0.1	0.4	0.4	10.5
1991	790	7270	2850	12680	0.2	1.5	0.6	2.5
1993	880	4530	2350	28670	0.2	0.9	0.5	5.7
<i>Asplanchna priodonta</i>								
1988	—	390	300	870	—	9.0	17.2	5.8
1989	35	180	220	2570	8.5	31.1	22.4	251.8
1991	165	470	290	210	19.4	55.6	35.1	22.6
1993	90	380	520	1820	12.8	43.0	51.3	127.6
<i>Polyarthra dolichoptera</i>								
1988	—	490	630	5070	—	0.2	0.2	2.1
1989	1080	2220	4850	13970	0.4	0.9	1.9	5.6
1991	1430	9340	1860	1390	0.6	3.7	0.7	0.5
1993	810	5470	1790	12830	0.3	1.3	0.7	5.1

Asplanchna priodonta Ст. 1

Ст. 18



Kellicottia longispina



Keratella cochlearis



Polyarthra dolichoptera

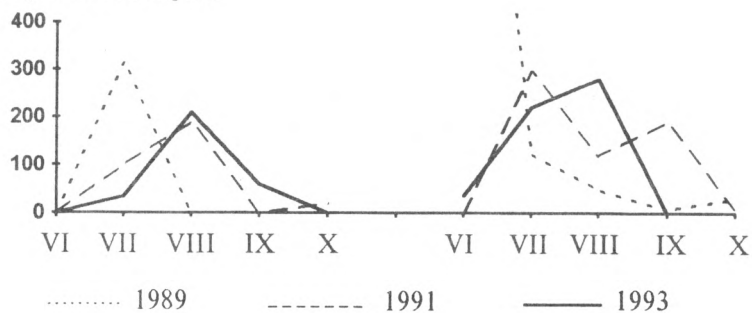


Рис. 4. Сезонное изменение численности (тыс. экз./м²) массовых видов коловраток

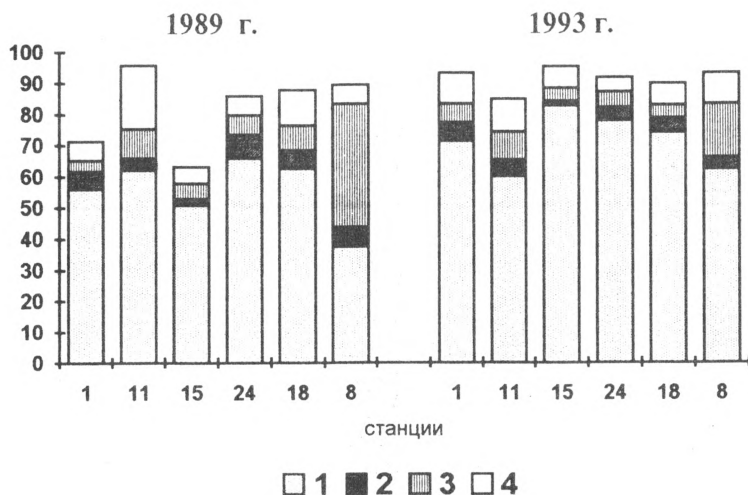


Рис. 5. Относительное значение массовых видов в продукции ротаторного планктона (%):

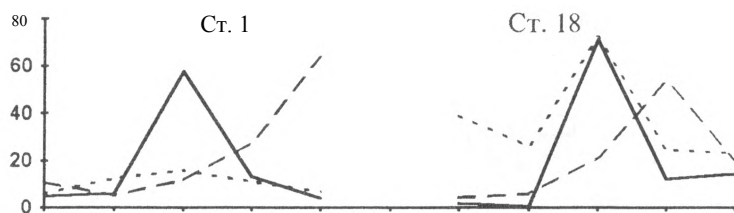
1 — *Asplanchna priodonta*; 2 — *Keratella cochlearis*; 3 — *Kellicottia longispina*; 4 — *Polyarthra dolichoptera*

Динамика основных количественных показателей (численность, биомасса, продукция) руководящих видов рачкового планктона в различных районах Онежского озера характеризуется определенными закономерностями (Смирнова, 19726; Куликова, Щурова, 1980; Куликова, 1982, 1992; Куликова, Сярки, 1993).

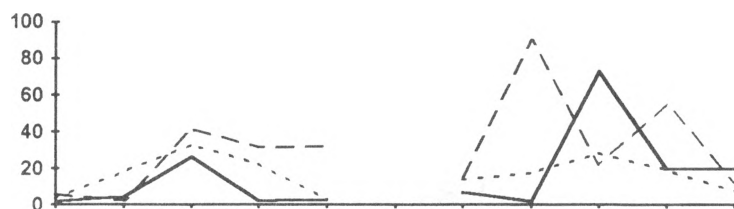
Eudiaptomus gracilis Sars, один из основных и самых распространенных видов в пелагиали озера, встречается в планктоне круглогодично и в разные периоды обеспечивает до 30% численности и 60% биомассы рачкового планктона, создавая местами до 30% его суточной продукции (даже без учета науплиев)(рис. 6, 7). Средняя за сезон численность в пелагиали озера колеблется от 0.3 до 0.6 тыс. экз./м³, а биомасса - от 0.01 до 0.02 г/м³. Диатомус - дициклический рачок, в Онежском озере за вегетационный сезон развиваются две генерации (Куликова, 1982). Максимального развития популяция достигает в июле-августе (1.5-2.0 тыс. экз./м³), когда она благодаря наличию большого числа молоди наиболее продуктивна. Динамика развития в течение вегетационного периода самым тесным образом связана с температурным режимом года (Сярки, 1994). Межгодовые различия в численности и

Eudiaptomus gracilis

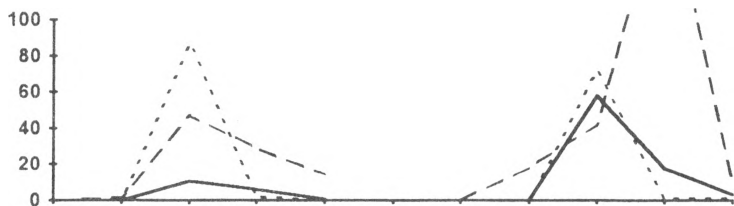
A



Mesocyclops oithonoides



Daphnia cristata



Bosmina obt. lacustris

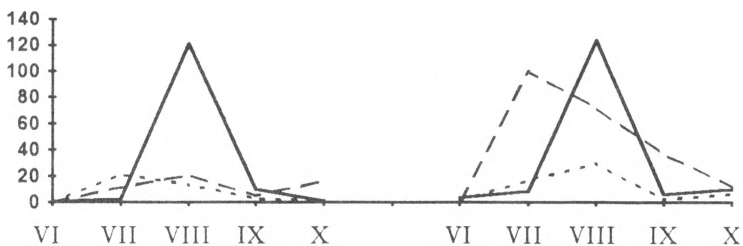
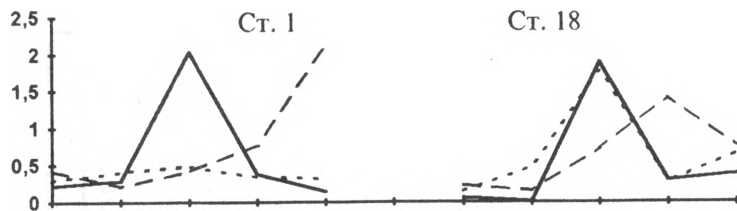


Рис. 6. Сезонное изменение численности (тыс. экз./м²) (А)

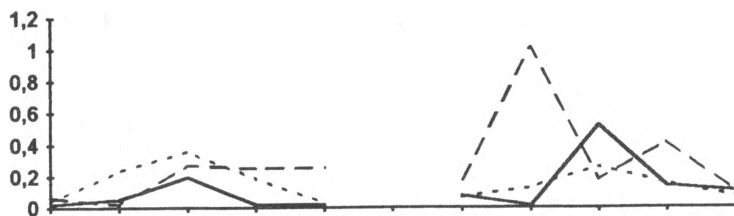
..... 1989 ----- 1991

Eudiaptomus gracilis

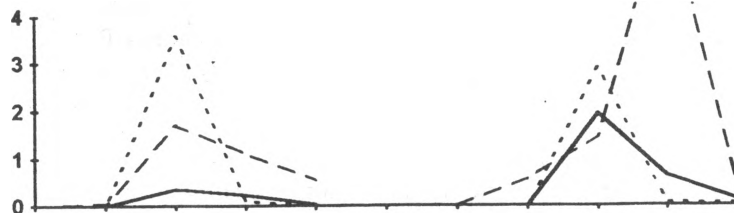
Б



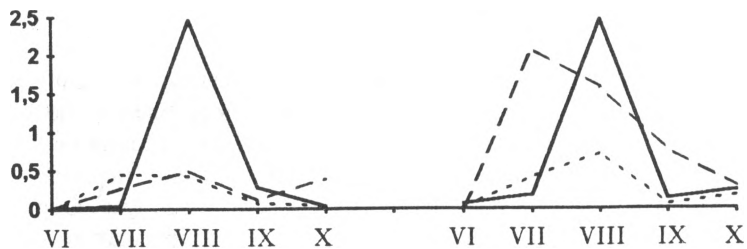
Mesocyclops oithonoides



Daphnia cristata



Bosmina obt. lacustris



и биомассы(г/м^2)(Б) массовых видов ракообразных:

— 1993

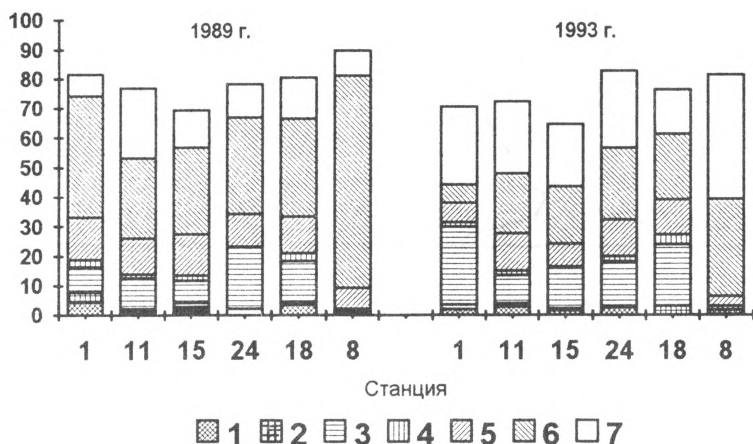


Рис. 7. Относительное значение массовых видов в сезонной продукции рачкового планктона (%):

1 - науплии каланоид; 2 — *Limnocalanus macrurus*; 3 — *Eudiaptomus gracilis*; 4 — науплии циклопоид; 5 — *Mesocyclops* (*M. leuckarti* и *M. oithonoides*); 6 — *Daphnia cristata*; 7 — *Bosmina obt. lacustris*

относительном содержании возрастных стадий в популяции обычно хорошо выражены. Вычисленные нами величины сезонных Р/В-коэффициентов согласуются с полученными в других крупных водоемах, в частности, в Ладожском озере (Смирнова и др., 1981; Казанцева, Смирнова, 1985, 1996).

Limnocalanus macrurus Sars - крупный реликтовый рачок, обычный для холодноводных слоев пелагиали многих озер северо-западного региона (Александров, 1963). Зимой он является одним из основных видов планктона, активно размножается уже в марте—апреле и составляет до 90% общей биомассы рачков. Летом обитает в слоях ниже 10 м (Куликова, Щурова, 1980; Куликова, 1982). Несмотря на то, что лимнокаланус является малопродуктивным видом и создает лишь около 2% от общей продукции ракообразных, он вносит существенный вклад в деструкцию (до 20—30% от сезонной) и общее потребление (до 26% рациона) сообщества. Средняя численность и биомасса рачка невелики: 0.05-0.10 тыс. экз./м³ и 0.01-0.06 г/м³, но в отдельные периоды его численность достигает 330 тыс. экз./м³, а биомасса - 0.24 г/м³. Образование продукции неравномерно в течение сезона, и большая ее часть приходится на весну и первую половину лета, поэтому месячные Р/В-коэффициенты изменяются от 0.3-0.4 в июне до нулевых значений в

августе-сентябре. Низкие сезонные Р/В-коэффициенты (в среднем 0.97 с колебаниями от 0.2 до 1.5) объясняются в определенной мере тем, что размножение и рост этих рачков происходит в период, по объективным причинам не охваченный исследованиями (апрель-май).

Таблица 4

Численность (экз./м³) и биомасса (мг/м³) массовых видов копепоид

Год	Численность				Биомасса			
	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8
<i>Limnocalanus macrurus</i>								
1988	-	230	115	90	-	64.9	35.4	9.5
1989	70	120	170	30	15.6	43.2	57.5	8.8
1991	30	160	70	2	7.7	46.3	16.0	0.7
1993	20	50	30	15	5.6	12.8	8.2	3.2
<i>Eudiaptomus gracilis</i>								
1988	-	370	1200	280	-	14.1	38.5	9.2
1989	120	470	930	450	4.2	17.3	19.2	14.7
1991	350	620	270	90	11.3	15.6	8.5	2.8
1993	240	350	280	210	8.5	8.8	7.5	4.9
<i>Nauplii Calanoida</i>								
1988	-	300	550	2880	-	0.6	1.1	6.0
1989	300	420	490	230	0.6	0.8	0.9	0.5
1991	200	920	450	110	0.3	1.8	0.8	0.2
1993	190	580	300	180	0.3	0.7	0.4	0.2
<i>Mesocyclops leuckarti</i>								
1988	-	600	440	500	-	8.0	6.1	6.1
1989	110	310	530	980	1.4	4.6	3.9	12.4
1991	240	810	180	65	2.5	7.9	1.9	0.8
1993	70	360	150	185	0.7	3.0	1.8	2.1
<i>Mesocyclops oithonoides</i>								
1988	-	310	1600	600	-	3.1	14.9	4.9
1989	180	460	400	2540	2.0	5.4	3.4	28.8
1991	340	410	490	260	2.7	3.5	4.8	2.6
1993	110	460	340	440	0.8	3.3	2.4	3.7
<i>Cyclops abyssorum</i>								
1988	-	70	60	65	-	5.5	5.3	2.4
1989	50	30	480	200	3.9	2.6	5.4	16.3
1991	10	70	130	20	0.6	4.1	5.4	1.2
1993	30	30	10	30	1.0	1.8	0.7	2.1
<i>Nauplii Cyclopoida</i>								
1988	-	500	1220	960	-	0.6	1.5	1.2
1989	450	530	650	2260	0.5	0.6	0.8	2.7
1991	240	370	470	400	0.2	0.4	0.5	0.5
1993	260	340	360	1135	0.3	0.4	0.3	1.2

Mesocyclops leuckarti и *Mesocyclops oithonoides* — два близких по экологии вида (Рылов, 1948; Уломский, 1965). Они постоянно совместно встречаются в планктоне озера в различных соотношениях в течение вегетационного периода и создают до 15% общей продукции ракообразных (табл. 4, рис. 7). Помимо этого, взрослые рачки и старшие копеподитные стадии являются хищниками и составляют значительную часть консументов второго порядка.

Mesocyclops leuckarti Claus присутствует в пелагиали с апреля-мая по октябрь. Местами достигает численности 1.5 тыс. экз./м³ (до 20% от общего числа ракообразных) и биомассы 0.03 г/м³ (до 9-10%) (без учета науплий), но средние величины за сезон значительно меньше — 0.1-0.6 тыс. экз./м³ и 0.002-0.006 г/м³. Создаваемая этим видом продукция составляет 0.76-1.5 ккал/м² (максимальная - до 2.4 ккал/м²) или около 10% от общей за сезон.

Mesocyclops oithonoides Sars в Онежском озере более многочислен, чем *M. leuckarti*, но несколько мельче (Куликова, Сярки, 1994). В среднем соотношение этих видов по численности составляет 3:2 и более. Рачок достигает максимальной численности 140-150 тыс. экз./м², но средние ее значения обычно значительно ниже - 15-25 тыс. На долю *M. oithonoides* приходится за сезон до 7-9% от общей продукции ракообразных или 1.0-1.5 ккал/м².

Крупные циклопы — *Cyclops abyssorum* Sars и *C. lacustris* Sars - обычно немногочисленны в планктоне, хотя наблюдаются в течение всего года (Куликова, 1982, 1992). В отдельные периоды, особенно весной, они определяют общую численность копепод, составляя до 35-50% биомассы всех рачков. Обитают главным образом в глубоких слоях, а летом - в средних (нижний слой эпилимниона).

Daphnia cristata Sars встречается в Онежском озере повсеместно и является одним из самых продуктивных видов сообщества. За счет дафнии создается до 30, а местами до 73% продукции рачкового планктона за вегетационный сезон (рис. 7). В летний период в различных районах озера на нее приходится от 10 до 60% от общего количества ракообразных. Начало массового развития отмечается обычно в середине июля при температуре воды 9-10°C. Максимального развития (численность - 1.0—1.5 тыс. экз./м³, биомасса - 0.05-0.10 г/м³) рачок достигает в середине июля или в августе-сентябре, в зависимости от сезонного хода температур. В районе сброса сточных вод ЦБК плотность дафний возрастает до 50-70 тыс. экз./м³ и биомасса - до 2-2.5 г/м³, что составляет около 70 и 80% от соответствующих показателей ракообразных. Суточная продукция в летний, самый продуктив-

ный, период колеблется от 50 до 200 кал/м². Максимальные значения она имеет в районе выпуска сточных вод ЦБК - до 2000 кал/м². Сезонная продукция колеблется по различным районам от 1 до 10 ккал/м² (25-40% продукции ракообразных) и только в вершинной части Кондопожской губы достигает 20-40 ккал/м² и более или свыше 70% продукции рачков. В течение сезона Р/В-коэффициенты изменяются от 9.7 до 19.7 (среднее 13.8) (Куликова, 1981, 1982).

Таблица 5

Численность (экз./м³) и биомасса (мг/м³) массовых видов кладоцер

Год	Численность				Биомасса			
	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8
<i>Daphnia cristata</i>								
1988	-	350	880	2830	-	15.0	36.9	119.2
1989	190	475	630	8240	7.9	20.0	25.5	347.7
1991	240	710	630	24905	9.3	28.0	22.4	92.2
1993	50	350	200	1300	1.8	10.8	7.2	47.5
<i>Bosmina obt. lacustris</i>								
1988	-	1250	450	600	-	27.2	9.2	17.9
1989	90	1020	320	3300	2.4	22.7	7.9	64.9
1991	150	1300	560	850	3.7	28.6	11.9	17.8
1993	360	530	390	2100	7.6	11.0	8.0	47.1
<i>Chydorus sphaericus</i>								
1988	-	40	60	120	-	0.5	0.7	1.4
1989	40	140	140	550	0.4	1.4	1.7	6.0
1991	20	160	85	50	0.3	1.8	1.1	0.5
1993	15	130	40	110	0.2	1.5	0.4	1.2
<i>Limnospida frontosa</i>								
1988	-	30	24	27	-	3.0	2.3	2.1
1989	3	20	7	95	0.1	1.5	0.7	7.8
1991	1	6	6	15	0.1	0.6	0.4	1.3
1993	0	1	0	5	0.0	0.1	0.0	0.4
<i>Holopedium gibberum</i>								
1988	-	60	1	30	-	2.8	0.1	0.9
1989	3	78	14	70	0.1	3.1	0.7	3.4
1991	12	20	20	14	0.5	0.9	0.8	0.4
1993	15	20	18	5	0.5	0.7	0.7	0.2
<i>Leptodora kindtii</i>								
1988	-	11	3	3	-	4.1	1.1	1.9
1989	1	11	2	42	0.6	4.0	1.2	18.6
1991	1	15	3	6	0.7	6.4	1.9	2.3
1993	0	4	1	14	0.3	1.7	0.5	5.5

Bosmina obtusirostris lacustris Sars - второй по численности, биомассе и продуктивности представитель кладоцер (табл. 5). По сравнению с *Daphnia cristata* это более холодноводный вид (верхняя граница температурного оптимума 13°C), что отражается на их соотношении в планктоне в течение вегетационного периода (Мануйлова, 1964). В Онежском озере численность босмины достигает максимальных значений, как правило, в губах (от 2-3 тыс. экз./м³ и 0.05-0.08 г/м³ до 10-27 и 0.25-0.54 соответственно). Популяции создают до 20-30% продукции ракообразных, что составляет около 2-5 ккал/м² за сезон (максимальные значения относятся к Кондопожской губе - до 8-14 ккал/м²) (рис. 6, 7). Межгодовые различия в температурных условиях объясняют колебания уровня обилия и биомассы организмов. Так, в 1989 г. в начале июня популяция босмин была уже довольно многочисленна и состояла на 50% из самок с яйцами. Пик численности пришелся на июль (до 10.3 тыс. экз./м³ в Кондопожской губе и до 4.1 тыс. экз./м³ в других районах). Напротив, медленный прогрев водных масс весной 1993 г. привел к задержке развития кладоцер, главным образом более теплолюбивой дафнии, и почти на всех участках озера численность босмин превышала численность дафний, что отразилось в конечном итоге на соотношении этих видов в сезонной продукции ракообразных (рис. 7). Сезонные Р/В-коэффициенты вида колеблются от 9.7 до 17.4 (среднее 12.8). При этом максимальные показатели (17.4) отмечены в Кондопожской губе, а минимальные (6.1-9.7) - в заливах Большое Онего и Повенецком (Куликова, 1992).

Роль других представителей ветвистоусых рачков в сообществе зоопланктона, таких как *Chydorus*, *Holopedium*, *Limnospira*, *Leptodora*, менее значительна (табл. 5).

.....

Количественное развитие и распределение зоопланктона

.....

Сезонные изменения состава,
численности и биомассы
в различных районах озера

Как показали исследования,
биомасса зоопланктона в сред-
нем за вегетационный сезон
колебалась по участкам в губах

от 0.10 до 0.26 г/м³, достигая максимальной величины (1.2 г/м³) в вершинной части Кондопожской губы (табл. 6). На этом фоне более низ-

кими (в 2-4 раза) показателями (0.07 г/м^3) отличался глубоководный залив Большое Онего. Летняя биомасса составляла 0.1 (Большое Онего) - 0.5 г/м^3 (Петрозаводская губа) при максимальной 3.6 г/м^3 (Кондопожская губа).

Подобная закономерность наблюдалась и в распределении обилия планктонов (табл. 6). Плотность организмов колебалась в среднем от 52 до 270 тыс. экз./м³ (до 1140 на ст. 8), а в летние месяцы - от 60 до 630 тыс. экз./м³ и даже до 2.2 млн экз./м³ (ст. 8).

Таблица 6

Сезонное изменение количественных показателей зоопланктонного сообщества за июнь-октябрь 1989 и 1993 гг.

Численность, тыс. экз./м³

Станция	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее	
						1 м ³	1 м ²
1989							
1	24.6	62.6	57.6	58.9	57.7	52.3	4289
11	253.5	549.1	240.1	173.4	138.6	270.9	6231
24	316.0	330.4	305.4	156.8	76.4	237.0	5688
18	180.2	235.2	63.4	90.4	40.6	122.0	8906
8	566.0	1200.0	314.7	533.5	423.0	607.6	8506
1993							
1	52.6	32.3	244.4	34.4	32.7	79.3	6503
11	321.5	275.2	384.0	96.6	77.9	231.1	5315
24	244.8	203.7	448.5	84.2	68.5	210.0	5040
18	170.2	209.0	629.0	47.6	45.4	220.2	16075
8	2094.0	558.1	2223.1	445.9	406.4	1145.6	16038

Биомасса, г/м³

Станция	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее	
						1 м ³	1 м ²
1989							
1	0.019	0.109	0.096	0.045	0.063	0.067	5.494
11	0.109	0.561	0.303	0.165	0.145	0.256	5.888
24	0.077	0.468	0.511	0.064	0.111	0.246	5.904
18	0.089	0.183	0.167	0.047	0.086	0.115	8.395
8	0.219	1.186	3.560	0.433	0.587	1.197	16.758
1993							
1	0.006	0.026	0.184	0.035	0.015	0.053	4.346
11	0.081	0.070	0.427	0.078	0.084	0.148	3.404
24	0.089	0.372	0.383	0.087	0.028	0.192	4.608
18	0.106	0.177	0.269	0.039	0.033	0.124	9.052
8	0.727	0.975	2.465	0.342	0.222	0.946	13.244

Сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона Онежского озера носят отчетливо выраженный характер. Известно, что отличия в характере изменений количественных показателей в течение сезона обусловлены прежде всего температурными условиями. Естественно, что термические условия, динамика водных масс различались в период исследований. Так, 1988 г. был сравнительно теплым. 1989 г. был отмечен ранней теплой весной, летними температурами выше среднегодовыми и ранним осенним похолоданием. Значительное прогревание верхних слоев воды способствовало формированию резкого скачка температуры в термоклине, который усилил дифференциацию условий в эпи- и гипolimнионе. 1991 г. отличался теплой осенью, температурный режим в целом был близок к среднегодовому. Особенностью года являлись устойчивые ветры восточного направления в августе, которые вызвали сгонно-нагонные явления в губах и значительно повлияли на распределение планктонных сообществ. На динамике количественных величин и структуре зоопланктона в 1993 г. отразилось понижение температуры в поверхностных слоях воды в конце июня, вызванное штормовой погодой. Это задержало весеннее развитие планктонных сообществ и сказалось на их последующей динамике и структуре. Летние и осенние температуры были близки к среднегодовым. Можно отметить, что межгодовые колебания величин градусодней, рассчитанные за четыре года детальных наблюдений, сопоставимы с таковыми по станциям и районам исследований (рис. 8).

Обычно весеннее развитие планктона начинается в прибрежной зоне с момента формирования фронта термобара и продвигается вслед за последним к центру водоема с запаздыванием примерно на месяц. В начале июня (при температуре от 3°C в заливе Большое Онего до 7—9°C в губах) интенсивно развиваются простейшие (80-90% общей численности планктона). В их составе доминируют *Tintinnidium pusillum*, *T. fluviatile* f. *cylindrica*, *Lembadion lucens*, *Urotricha pelagica*, относящиеся к группе эвритермных инфузорий. Для весеннего протозойного планктона характерно появление крупноразмерных в большинстве имеющих зеленую окраску из-за присутствия хлорофилла инфузорий, таких как *Amphileptus trachelioides*, *Bursella spumosa*, *Marituja pelagica*, *Stokesia vernalis*, *Didinium nasutum*, *Cyclotrichium viride*, *Teuthophrys trisulca*, *Stentor*, определяющих максимальный уровень биомассы этого сообщества в июне-начале июля (до 0.2-0.6 г/м³). Аналогичный ход изменения биомассы простейших отмечен А.П.Щербаковым (1963) в озере Глубоком, М.Б.Эггерт (1971) в озере Байкал (табл. 7).

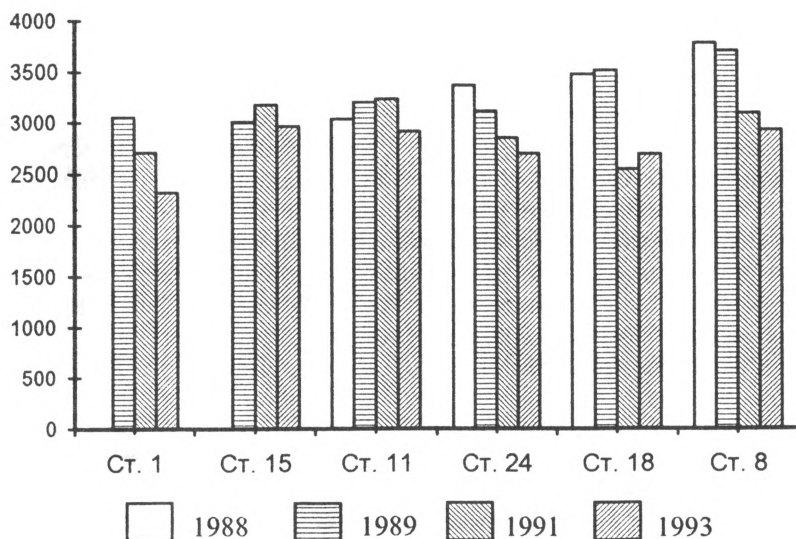


Рис. 8. Распределение температуры в слое 0-10 м (градусодни)

Таблица 7

Сезонное изменение биомассы (г/м³) протозойного планктона

Месяц	оз. Глубокое*	оз. Байкал**	оз. Онежское***
IV	-	-	0.007/-
V	0.14	0.05	-
VI	0.31	0.09	0.05/0.09
VII	0.14	0.03	0.02/0.04
VIII	0.11	0.03	0.01/0.02
IX	0.16	0.04	0.01/0.01
X	0.14	0.04	0.02/-

*Эпилимнион (3 станции с глубиной 8—30 м).

**Слой 0-5 м Селенгинского мелководья (4 станции с глубиной 5-50 м).

***Слой 0-5 м в заливе Большое Онего (4 станции с глубиной 4—80 м).

В это время основной пищевой конкурент инфузорий - метазойный планктон - немногочислен (0.4-4.0%) и представлен науплиями и младшими возрастными стадиями копепод, которые составляют более половины (40-70%) общей численности ракообразных. Развитие кладоцер ограничивается низкими температурами. В то же время численность коловраток в губах (к примеру, *Polyarthra*) достигает десятков тысяч экземпляров в 1 м³.

К середине июля (при температуре верхнего слоя воды 16-18°C) формируется летний комплекс инфузорий. На смену крупным весенним формам в массовых количествах приходят мелкие - вортицеллы, главным образом *Vorticella anabaena*. Общая численность простейших возрастает до 280-600 тыс. экз./м³, а максимальное их количество наблюдается в Кондопожской губе (ст. 8). Биомасса составляет 0.04-0.20 г/м³ и в дальнейшем этого уровня не превышает.

Первая декада июля отличается наибольшим видовым разнообразием и максимальными величинами численности (от 17 в заливе Большое Онего до 70 в Петрозаводской и 290 тыс. экз./м³ в Кондопожской губах) и биомассы (соответственно 0.04, 0.16 и 0.36 г/м³) коловраток. Среди них *Asplanchna* (1.5 тыс. экз./м³), *Kellicottia* (6-8 по участкам), *Keratella* (8-18), *Polyarthra* (12-19), *Synchaeta* (3-30).

Вслед за прогревом воды (до 16-18°C, а в теплые годы до 20°C и более) и обогащением ее бактерио-, фито-, микрозоопланктоном происходит (июль-август) интенсивное размножение рачков-фильтраторов (*Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata*), мелких циклопов (*Mesocyclops oithonoides*, *M. leuckarti*). Первая декада августа характеризуется значительным разнообразием и максимальными количественными показателями (от 3.0 до 15.7 тыс. экз./м³ и от 0.1 до 0.36 г/м³) рачкового планктона (в вершинной части Кондопожской губы соответственно 77.0 и 2.6) (рис. 9). Этот подъем обеспечивают самые обычные и массовые виды онежского планктона: из ветвистоусых (42-49% от суммарного числа ракообразных) - *Daphnia cristata* (до 1.0-1.8 тыс. экз./м³), из веслоногих - *Eudiaptomus gracilis* (до 1.0 тыс. экз./м³) и *Mesocyclops* (до 1.1 тыс. экз./м³). При этом численность кладоцер к началу августа увеличивается значительно, с 0.2-0.5 в июле до 3.5-6.0 тыс. экз./м³ в августе, биомасса - соответственно с 0.01 до 0.05-0.16 г/м³ и до 2.3 — в Кондопожской губе (рис. 10). К доминирующим видам прибавляются *Limnospira frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Heterosira appendiculata*.

В первой декаде сентября наступает общий резкий спад численности и биомассы зоопланктона (табл. 6, рис. 9). С охлаждением водоема (до 6-9°C в октябре) формируется осенний комплекс простейших, заметно падает численность вортицелл, а также и инфузорий - до 30-170 тыс. экз./м³ в различных районах озера. Вновь в небольшом количестве появляются некоторые крупные формы (*Amphileptus*, *Stokesia*, *Stentor*). В отдельные годы (октябрь 1989 г.) отмечается второй пик в развитии коловраток (рис. 9). В рачковом планктоне в этот период развиваются (рис. 10) преимущественно (44-84%) циклопы (*Cyclops*

abyssorum, *Mesocyclops*) и в меньшей степени (30-40%) каланоиды (*Eudiaptomus*, *Limnocalanus*). Доля ветвистоусых рачков, представленных эфиппидальными самками и самцами босмин и дафний, в целом незначительна (2-18%), за исключением Кондопожской губы (45-66%), хотя у босмин (*B. obt. lacustris*) наблюдается некоторое увеличение численности.

Известно различное отношение дафний и босмин, составляющих основу группы кладоцер в Онежском озере, к температурным условиям. *Bosmina obt. lacustris* как менее теплолюбивый вид обычно преобладает в сообществе весной, а затем осенью. В летнее время среди кладоцер явно доминирует *Daphnia cristata*. Так, в 1993 г., отличавшемся более низкими температурами воды в начале июля, развитие дафнии значительно задержалось, ее место заняла босмина, получив численное превосходство во всех исследованных районах. Указанные виды являются и пищевыми конкурентами. Отмечено, что босмина способна к некоторой селективности и получает преимущество при относительно меньших концентрациях пищи, а также при наличии в воде частиц, не имеющих пищевой ценности и засоряющих фильтрующий аппарат рачков (De Mott, 1982; Bleiwas, Stoker, 1985). Подобная ситуация сложилась, видимо, в вершинной части Кондопожской губы. В 70-х годах, в связи со сбросом неочищенных сточных вод ЦБК, содержащих тонкое волокно, дафнии находились в угнетенном состоянии (Филимонова, 1975). С введением в действие биологических очистных сооружений, в результате чего волокно перестало попадать в водоем, но увеличилось поступление органических веществ и биогенов, дафнии получили преимущество как неселектированный, более мощный фильтратор и заняли доминирующее положение в планктоне (рис. 11).

В ходе сезонного развития сообщества в целом наблюдается один (август), как в 1993 г., или два (июль-август и затем небольшое увеличение биомассы за счет главным образом коловраток и в меньшей степени инфузорий в октябре) пика, как в 1989 г. (табл. 6, 8, 9, рис. 9, 10). Характерно совпадение по времени пиков численности и биомассы. В 1989 г. довольно резкий подъем наблюдался от июня к июлю и сравнительно высокие показатели отмечались в течение всего лета. В 1993 г., в связи с более низкими температурами водных масс в начале вегетационного сезона и медленным их прогреванием, максимум в развитии организмов произошел позднее, в августе.

Таким образом, структура сообщества очень динамична, она изменяется в зависимости от термического и динамического режимов текущего и предыдущего годов, от складывающейся в водоеме трофической ситуации. Но основные ее особенности повторяются из года в год.

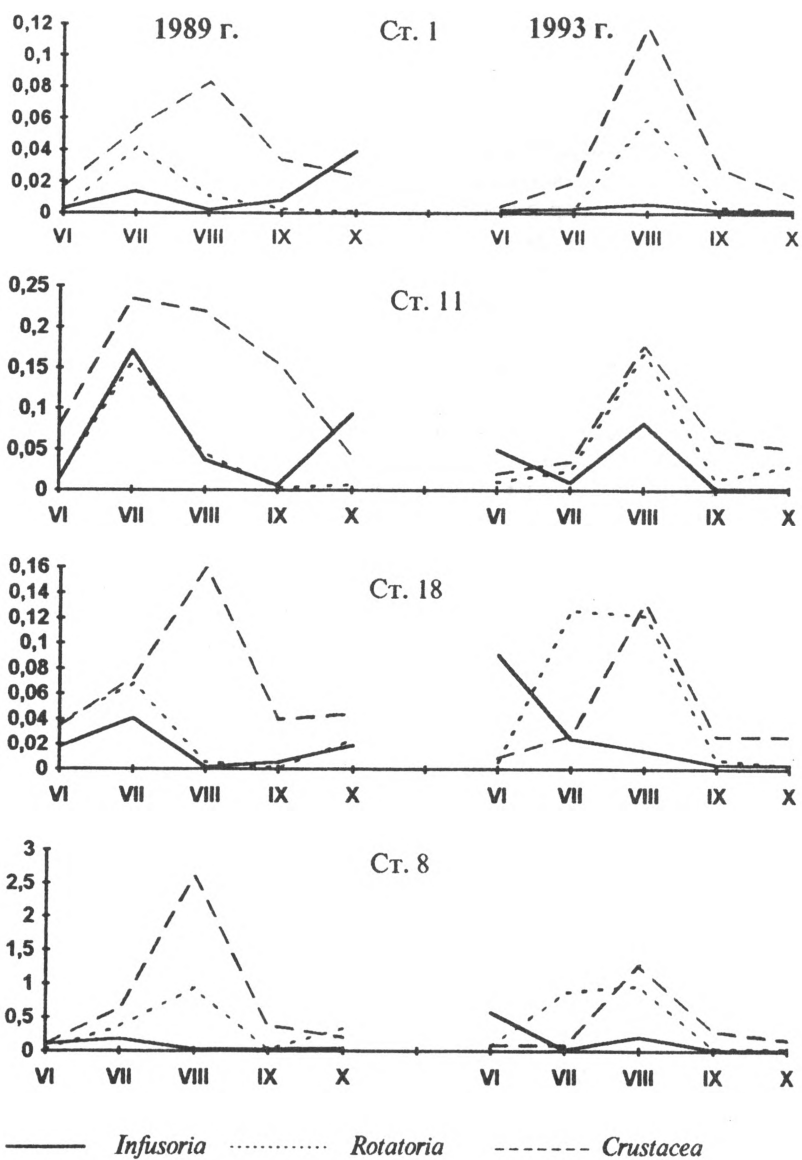


Рис. 9. Сезонные изменения биомассы основных групп зоопланктона (г/м²)

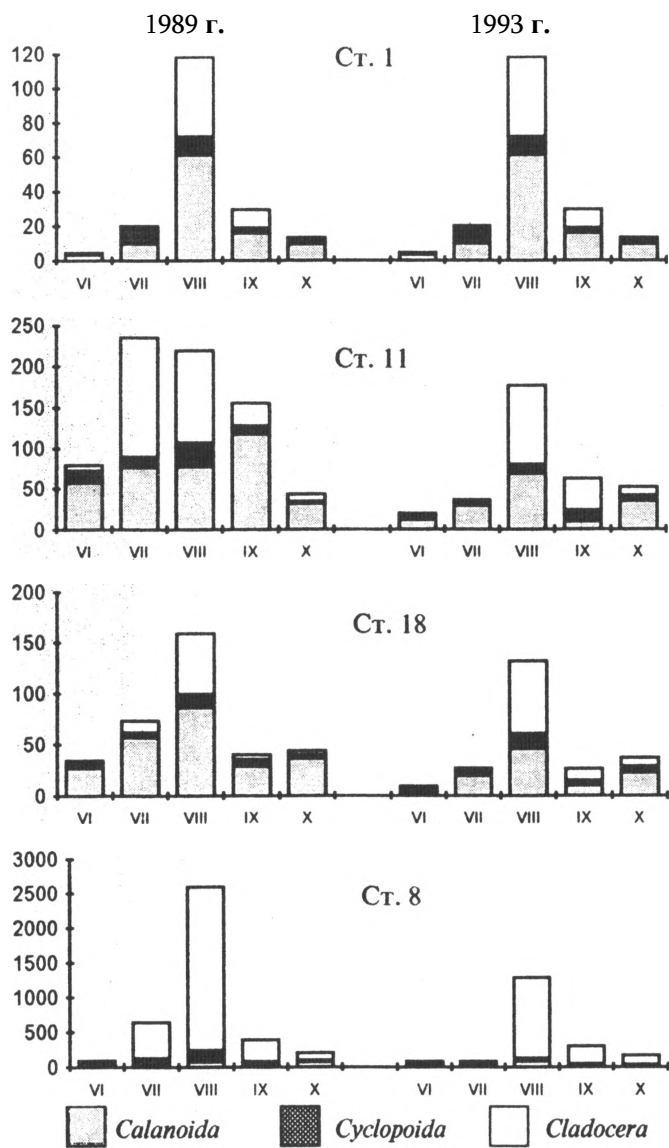


Рис. 10. Сезонные изменения биомассы ракообразных (мг/м³)

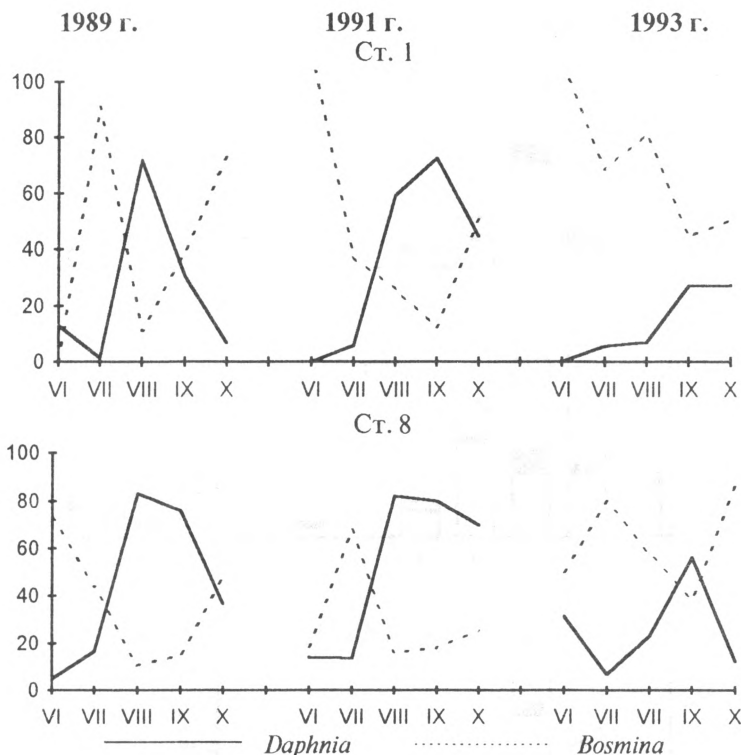


Рис. 11. Соотношение *Daphnia cristata* и *Bosmina obt. lacustris* в сообществе кладоцер (% от общей численности) в заливе Большое Онего (ст. 1) и в Кондопожской губе (ст. 8)

Для наглядности удобно представить структуру сообщества на трех-компонентной диаграмме, которая отражает соотношение трех взаимозависимых элементов. Соединив точки плавной кривой, получаем траекторию развития сообщества за исследованный период (рис. 12). На подобных диаграммах хорошо прослеживаются повторяющиеся из года в год изменения в структуре сообщества из различных районов озера, а также их динамика, пространственные и межгодовые различия.

В начале июня, в ранневесенний период, главенствующее положение в сообществе занимают инфузории (что соответствует точкам, расположенным в левом нижнем углу). По мере прогревания воды и изменения трофической ситуации руководящим комплексом становятся коловратки (траектория приближается к правому углу). В летний

период, когда зоопланктон достигает наибольшего развития, доминируют ракообразные (направление траектории к верхнему углу), в результате конкурентной борьбы и прямого выедания сводится к минимуму количество инфузорий и коловраток. Осенью ракообразные малочисленны, вновь увеличивается роль коловраток, что особенно заметно на диаграмме 1989 г. с его ранней и холодной осенью.

Учитывая, что пробы отбирались примерно в одно и то же время, можно отметить сдвиг в фазах развития сообщества в 1989 г. в сравнении с 1993 г. практически на месяц, что определялось, прежде всего, различиями в температурном режиме. Одновременно наблюдались отличия в структуре сообщества, его динамике в поверхностных слоях (5-0 и 10-5 м) и в слое ниже 10 м.

О состоянии планктонной фауны в подледный период, а таких данных к настоящему времени известно немного, можно судить по материалам съемки, выполненной в марте 1978 г. на всей акватории озера (без учета простейших) (рис. 13). Основу метазойного планктона (при температуре воды 0.1 -0.6° С в поверхностном и 0.2-2.6° в придонном слое) составляли копеподы (*Limnocalanus*, *Eudiaptomus*, *Cyclops*), до 82-99% общей численности в Центральном Онего и Повенецком заливе (табл. 10). В зоопланктоне Петрозаводской и Кондопожской губ увеличивалась роль коловраток, представителей круглогодичного комплекса *Kellicottia*, *Keratella*, *Asplanchna*, соответственно до 9 и 15%. Кладоцеры встречались единично (1-3%).

В целом фауна планктона в более мелководных губах в сравнении с основным плесом озера значительно разнообразнее. За период исследований с 1967 по 1984 г. в нем было отмечено 49 видов (*Rotatoria* - 25, *Calanoida* - 4, *Cyclopoida* - 8, *Cladocera* - 12). В то же время более высокими количественными показателями как в центральном плесе, так и в крупных заливах отличался зоопланктон в глубоководных районах. Так, в центре озера (глубина 45 м) они составляли 56.7 и 0.45 против 6.4 тыс. экз./м² и 0.03 г/м² в мелководном Южном Онего. В центральной части Петрозаводской губы (глубина 25 м) численность организмов составляла 42.2, а биомасса 2.0, в Кондопожской губе (глубина 42 м) - 58.9 тыс. экз./м² и 2.0 г/м², что в 2-3 раза выше, чем на прибрежных участках. Подобное различие объясняется тем, что зимой в глубоководных районах концентрируются взрослые рачки из *Calanoida*, в частности, *Limnocalanus*. Подобная картина распределения зоопланктона в озере отмечается не только в марте, но и в декабре, в отсутствие ледового покрова (Смирнова, 1972б). В среднем количественные показатели невысоки (1.7 тыс. экз./м³ и 0.024 г/м³) (табл. 11).

Таблица 8

Сезонное изменение численности основных групп зоопланктона
(тыс. экз./м³)

Станция	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее	
						1 м³	1м²
1989							
Infusoria							
1	24.0	44.0	53.0	57.0	57.0	47.0	3850
11	250.0	470.0	217.0	168.0	137.0	248.4	2730
24	253.0	203.0	281.0	151.0	63.0	190.2	4560
18	145.0	215.0	57.0	88.0	36.0	108.2	7890
8	553.0	866.0	178.0	473.0	227.0	459.4	6430
Rotatoria							
1	0.0	17.2	1.9	0.9	0.0	4.0	330
11	1.7	68.0	14.4	0.8	0.5	17.1	190
24	58.9	123.2	7.7	2.4	12.0	40.8	980
18	33.4	19.0	2.7	0.3	3.5	11.8	860
8	20.4	292.9	61.3	55.7	188.8	123.8	1730
Crustacea							
1	0.6	2.3	3.0	1.1	1.1	1.6	130
11	1.3	8.0	8.2	2.8	1.6	4.4	50
24	1.5	2.8	15.7	3.4	1.8	5.0	120
18	1.4	1.3	4.1	2.0	1.2	2.0	140
8	4.5	33.9	77.4	13.8	6.2	27.2	380
1993							
Infusoria							
1	52.0	31.0	229.0	32.0	14.0	71.6	5870
11	316.0	270.0	339.0	71.0	56.0	210.4	2310
24	223.0	174.0	414.0	65.0	60.0	187.2	4490
18	165.0	197.0	605.0	43.0	39.0	209.8	15320
8	2057.	318.0	1786.	373.0	344.0	975.6	13660
Rotatoria							
1	0.1	1.0	9.1	1.8	0.4	2.5	210
11	3.9	5.6	36.5	20.3	3.8	14.0	150
24	22.0	29.1	24.0	12.7	1.4	17.8	430
18	3.6	12.0	17.1	2.4	1.0	7.2	520
8	35.1	244.2	376.1	54.9	21.4	146.3	2050
Crustacea							
1	0.2	0.9	4.5	0.9	1.0	1.5	120
11	1.2	0.4	7.7	5.0	2.9	3.5	40
24	2.6	1.2	11.2	5.7	1.3	4.4	119
18	0.8	0.4	6.2	1.7	2.1	2.2	160
8	5.6	3.5	55.2	13.3	7.3	17.0	240

Таблица 9

Сезонное изменение биомассы основных групп зоопланктона
(г/м³)

Станция	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее	
						1м³	1м²
1989							
Infusoria							
1	0.003	0.014	0.002	0.008	0.039	0.013	1.1
11	0.014	0.171	0.038	0.006	0.094	0.065	1.5
24	0.013	0.051	0.034	0.013	0.017	0.025	0.6
18	0.019	0.042	0.002	0.006	0.019	0.018	1.3
8	0.102	0.179	0.021	0.026	0.048	0.075	1.1
Rotatoria							
1	0.001	0.042	0.011	0.003	0.001	0.011	0.9
11	0.016	0.155	0.046	0.003	0.007	0.045	1.0
24	0.034	0.322	0.117	0.004	0.057	0.107	2.6
18	0.037	0.068	0.006	0.001	0.024	0.027	2.0
8	0.025	0.363	0.944	0.018	0.339	0.338	4.7
Crustacea							
1	0.016	0.054	0.083	0.034	0.024	0.042	3.4
11	0.080	0.235	0.219	0.155	0.044	0.147	3.4
24	0.030	0.096	0.360	0.047	0.037	0.114	2.7
18	0.034	0.073	0.159	0.040	0.044	0.070	5.1
8	0.094	0.644	2.595	0.390	0.201	0.785	11.0
1993							
Infusoria							
1	0.002	0.003	0.006	0.002	0.001	0.003	0.3
11	0.050	0.009	0.083	0.002	0.002	0.029	0.7
24	0.057	0.039	0.005	0.002	0.002	0.021	0.5
18	0.091	0.024	0.015	0.004	0.004	0.027	2.0
8	0.591	0.016	0.206	0.016	0.016	0.169	2.4
Rotatoria							
1	0.001	0.003	0.059	0.004	0.003	0.014	1.1
11	0.010	0.024	0.167	0.013	0.030	0.049	1.1
24	0.017	0.310	0.145	0.018	0.007	0.100	2.4
18	0.006	0.126	0.122	0.008	0.009	0.054	3.9
8	0.062	0.875	0.980	0.031	0.039	0.398	5.6
Crustacea							
1	0.004	0.020	0.118	0.029	0.013	0.037	3.0
11	0.020	0.036	0.176	0.062	0.052	0.069	1.6
24	0.015	0.023	0.233	0.067	0.019	0.071	1.7
18	0.009	0.027	0.131	0.026	0.037	0.046	3.4
8	0.087	0.084	1.279	0.295	0.167	0.382	5.3

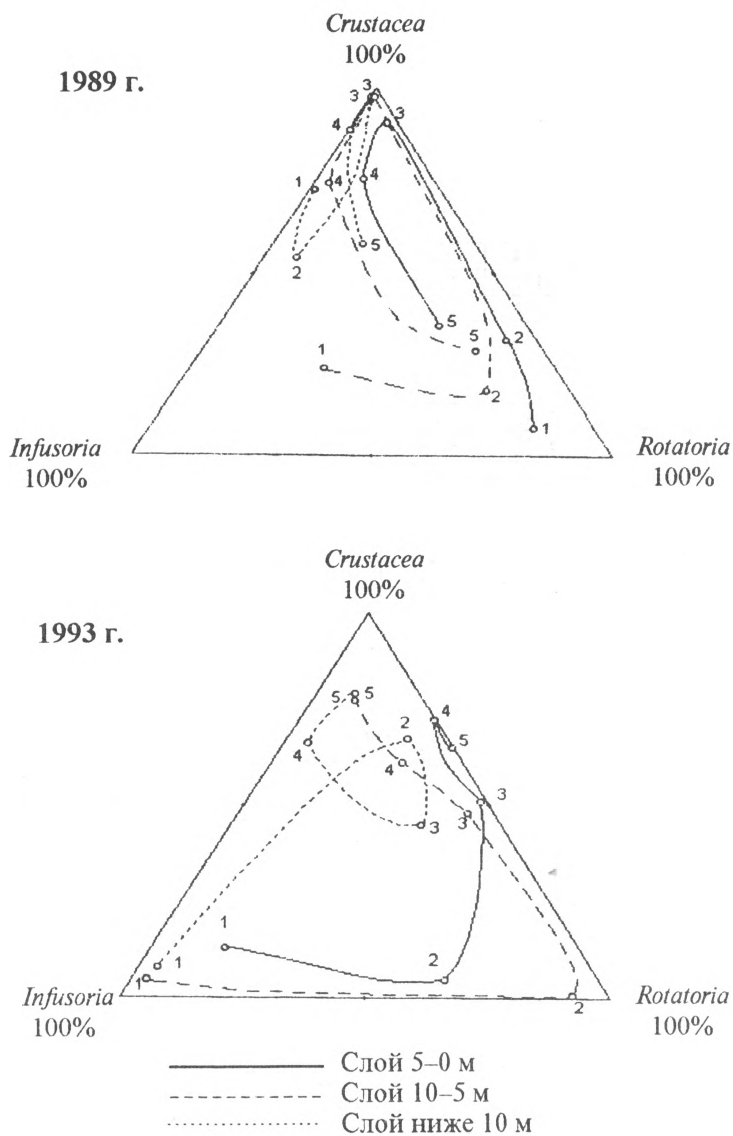


Рис. 12. Сезонные изменения основных компонентов планктона в центральной части Кондопожской губы (точки с 1-й по 5-ю соответствуют месяцам - с июня по октябрь)

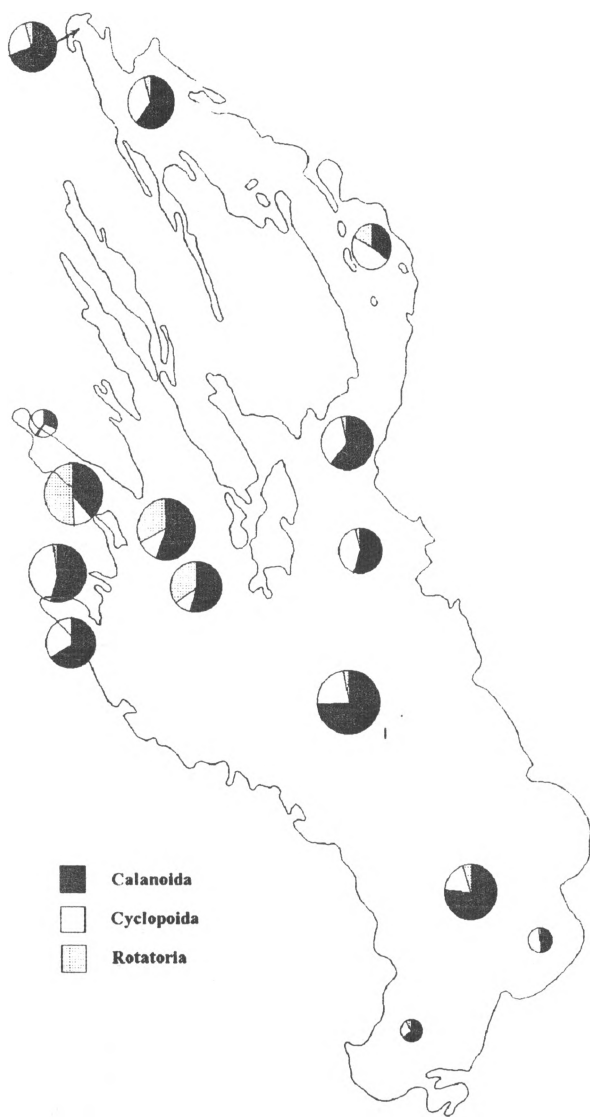


Рис. 13. Горизонтальное распределение метазойного зоопланктона (тыс. экз./м³) и соотношение основных групп (%) в подледный период. Площадь круга пропорциональна численности

Таблица 10

Соотношение основных групп (%) зоопланктона. Март 1978 г.

Группа	Центральный плес, Южное Онего		Повенецкий залив		Петрозаводская губа		Кондопожская губа	
	Числ.	Биомасса	Числ.	Биомасса	Числ.	Биомасса	Числ.	Биомасса
<i>Rotatoria</i>	5	0.1	11	0.1	13	9	41	15
<i>Copepoda</i>	94	98	89	99	85	88	58	85
<i>Calanoida</i>	64	78	55	72	54	60	39	57
<i>Cyclopoida</i>	30	20	33	27	31	28	19	26
<i>Cladocera</i>	0.5	2	-	-	1	3	0.3	2

Таблица 11

Количественные показатели зоопланктона. Март 1978 г.

Район озера	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Центральный плес и Южное Онего	1.0	0.009
Повенецкий залив	1.3	0.012
Петрозаводская губа	2.9	0.042
Кондопожская губа	1.4	0.031
Среднее	1.6	0.024

Таблица 12

Численность (тыс. экз./м³) протозойного планктона в различных районах озера в подледный период

Район озера	Срок	Поверхн. гориз.		Придонные гориз.	
		Среднее	Колебания	Среднее	Колебания
Петрозаводская губа	Март 1978	8.7	0.5-18.5	13.6	4.0-32.0
Петрозаводское Онего	Апрель 1981	27.0	4.0-67.0	30.0	3.6-68.0
Залив Большое Онего	Апрель 1978	33.0	6.0-112	5.8	0.0-37.0
Большая губа Повенец- кого залива	Апрель 1988				
Центральный плес		13.0	4.0-21.0	19.7	4.0-36.0
Мелководные губы		33.0	27.0-37.0	66.0	30.0-105
Кондопожская губа	Март 1984				
Центральный плес		44.1	11-103	38.2	10.0-100
Вершинная часть		400	130-1000	340	0.0-800

Уровень развития протозойного планктона в подледный период наиболее низок. Он представлен 4-10 евритермными видами, присутствующими в водоеме круглогодично: *Tintinnidium fluviatile*, *T. fluviatile f. cylindrica*, *T. pusillum*, *Tintinnopsis cratera*, *Lembadion lucens*, *Strombidium viride*, *Askenasia faurei*, *Urotricha pelagica*, *Mesodinium acarus*, *Holophrya sp.* Суммарная численность составляет около 10 тыс. экз./м³, а биомасса - менее 0.01 г/м³.

К концу зимнего периода, в середине марта-апреля, особенно на участках, где отсутствует снежный покров и наблюдается массовое развитие водорослей (*Peridinium aciculiferum*), численность простейших, в первую очередь *Lembadion lucens* (до 40), *Strombidium mirabile* (до 50) и *S. viride* (до 30 тыс. экз./м³), повышается. В планктоне появляются единичные экземпляры инфузорий холодноводно-стенотермной группы: *Amphileptus*, *Cyclotrichium*, *Marituja*, *Bursaridium*, *Stokesia*, *Stentor*. Суммарная численность инфузорий возрастает до 40-100 тыс. экз./м³, а биомасса за счет вышеуказанных крупноразмерных форм - до 0.015 - 0.035 г/м³ (табл. 12).

Более высокие показатели как инфузорий, так и коловраток наблюдались на участках, испытывающих интенсивное антропогенное воздействие. Так, в Петрозаводской губе в районе сброса хозяйственно-бытовых сточных вод (горколлектор) численность простейших достигала 570 тыс. экз./м³, биомасса - 0.209 г/м³. Здесь в массе присутствовали *Paramecium caudatum* (85% общего числа организмов), *Colpidium colpoda*, *Aspidisca costata*, *Vorticella convallaria*. Среди коловраток (до 80%) превалировала мелкая *Synchaeta kitina*, а также были отмечены показатели повышенного загрязнения - *Proales theodora*, *Epiphanes senta*, *Brachionus urceus* (Лазарева, 1984; Филимонова, Куликова, 1984). В Кумсагубе (Повенецкий залив), принимающей стоки канифольно-экстракционного завода, численность инфузорий составляла 40 тыс. экз./м³, а биомасса - 0.118 г/м³ благодаря развитию крупноразмерных особей *Stentor roeseli* (α - β -мезосапроб). Среди метазоев (30-40 тыс. экз./м³) доминировали (до 80% общего числа) такие коловратки, как *Kellicottia*, *Keratella*, *Asplanchna*. В Кондопожской губе, экосистема которой наиболее трансформирована под воздействием сточных вод ЦБК, качественным разнообразием (свыше 40 видов простейших и коловраток) и сравнительно высокими количественными показателями мелкокоразмерной фракции планктона выделяется ее вершинная часть. Помимо обычных круглогодичных форм здесь в массе встречаются индикаторы повышенной сапробности: *Paramecium caudatum* (до 270), *Glaucoma sp.* (до 80), *Colpidium colpoda* (до 60), *Spirostomum sp.* (до 10), *Stentor roeseli* (до 16), *Filinia longiseta* (1.7 тыс. экз./м³). Значительной численностью отличались представители холодноводно-стенотермной группы: *Marituja pelagica* (до 180), *Bursella spumosa* (до 81), *Bursella sp.* (до 18), *Stokesia vernalis* (до 6) - и круглогодичные формы коловраток: *Keratella quadrata* (6.2), *K. hiemalis* (4.3), *K. cochlearis* (1.7), *Kellicottia longispina* (4.1 тыс. экз./м³). Здесь отмечена максимальная для озера плотность *Vorticella natans* (до 280) и *V. mayeri* (до 140 тыс. экз./м³). Суммарное

количество простейших составило 0.13-1.0 (в среднем 0.4 млн экз./м³), а метазоев - 0.4-17.0 (в среднем 2.7 тыс. экз./м³). Примечательно, что представители холодноводно-стенотермной группы инфузорий выделялись в этом районе озера необычно крупными размерами, а биомасса простейших в целом превосходила биомассу метазойного планктона почти на порядок - 0.02-0.54 (среднее 0.17) против 0.015-0.023 г/м³ (среднее 0.02)(Куликова, 1986; Лазарева, 1986).

Вертикальное распределение	Распределение зоопланктона в толще воды в течение года, как известно, непостоянно и зависит от температурных и трофических условий в водоеме. В начале вегетационного сезона численность планктеров по горизонтам, особенно на глубоководных участках, разнится незначительно (табл. 13). Сообщество имеет ранневесенний характер по структуре и распределению. Наиболее отчетливо это проявилось в 1993 г. Если обратиться к диаграмме, то указанному состоянию соответствует концентрация точек в ее нижнем левом углу (рис. 12). При этом некоторые виды инфузорий приурочены к поверхностному горизонту: <i>Strombidium</i> , <i>Amphileptus</i> , <i>Bursella</i> , <i>Cyclotrichium</i> . Максимального развития в верхнем пятиметровом слое достигают и мелкие коловратки <i>Polyarthra dolichoptera</i> (160-240 тыс. экз./м ³), <i>Keratella cochlearis</i> (30-100). Поднимается к поверхности <i>Mesocyclops</i> (0.6-5.8 тыс. экз./м ³). Другие виды, такие как <i>Eu. gracilis</i> , а из простейших - <i>Lembadion</i> , <i>Tintinnidium</i> , <i>Tintinnopsis</i> , <i>Askenasia</i> , распределяются по вертикали более или менее равномерно. В то же время основная часть популяций крупных рачков - <i>L. macrurus</i> , <i>C. abyssorum</i> , включая взрослых особей и старшие возрастные стадии, населяет нижние слои воды (главным образом ниже 10 м), обеспечивая здесь от 50 до 85% общей биомассы сообщества (рис. 14).
----------------------------	--

Летом, в период выраженной температурной стратификации водных масс, подавляющая масса планктеров концентрируется в верхней части эпилимниона, где их численность в 2-6 раз выше, чем в нижележащих слоях, и где сосредоточивается до 50-90% общей биомассы (табл. 14, рис. 14). Особенно много в верхнем пятиметровом слое эпибионтных кругоресничных инфузорий - сувоек, от 40 до 90% общего числа представителей этой группы. В июле заметно возрастает (10—55% от суммарного числа организмов в сообществе) роль коловраток (на рис. 12 траектория приближается к нижнему правому углу). Среди них встречаются как мелкие, *K. cochlearis* (18-70 и до 320 тыс. экз./м³

на отдельных участках), так и крупные формы - *Asplanchna* (2—10). В июле-августе значительная доля среди коловраток приходится на *K. longispina* (10-57 тыс. экз./м³).

Таблица 13

Динамика вертикального распределения зоопланктона
(численность, тыс. экз./м³) в заливе Большое Онего

Слой	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее за сезон
1989						
<i>Infusoria</i>						
1	29.0	152.0	150.0	235.0	94.0	132.0
2	32.0	74.0	145.0	201.0	69.0	104.2
3	23.0	32.0	39.0	34.0	53.0	36.2
<i>Rotatoria</i>						
1	0.45	228.0	19.0	14.0	0.30	52.0
2	0.02	20.0	8.0	2.0	0.02	6.1
3	0.04	1.0	<0.01	0.01	0.01	0.4
<i>Crustacea</i>						
1	1.7	31.0	36.0	8.0	2.0	15.7
2	0.8	1.6	12.0	5.0	1.0	4.2
3	0.6	0.2	0.5	0.5	1.0	0.6
Зоопланктон в целом						
1	31.0	411.0	205.0	257.0	96.0	200.0
2	33.0	96.0	165.0	208.0	70.0	114.5
3	24.0	34.0	40.0	34.0	54.0	37.2
1993						
<i>Infusoria</i>						
1	57.0	127.0	576.0	80.0	80.0	184.0
2	48.0	66.0	554.0	62.0	62.0	158.4
3	52.0	22.0	178.0	25.0	25.0	60.4
<i>Rotatoria</i>						
1	0.07	14.0	54.0	12.0	3.0	16.9
2	2.00	3.0	78.0	12.0	2.0	19.6
3	0.01	0.01	0.4	0.1	0.2	0.1
<i>Crustacea</i>						
1	1.6	11.0	38.0	9.0	3.0	12.5
2	0.7	2.0	6.0	0.7	1.5	2.1
3	0.1	0.2	2.0	0.3	0.8	0.7
Зоопланктон в целом						
1	59.0	152.0	667.0	103.0	86.4	213.4
2	51.0	71.0	638.0	75.0	65.5	180.0
3	52.0	22.0	180.0	25.0	25.9	61.2

Примечание. Здесь и табл. 14: 1 — 5—0 м; 2 — 10—5 м; 3 — ниже 10 м.

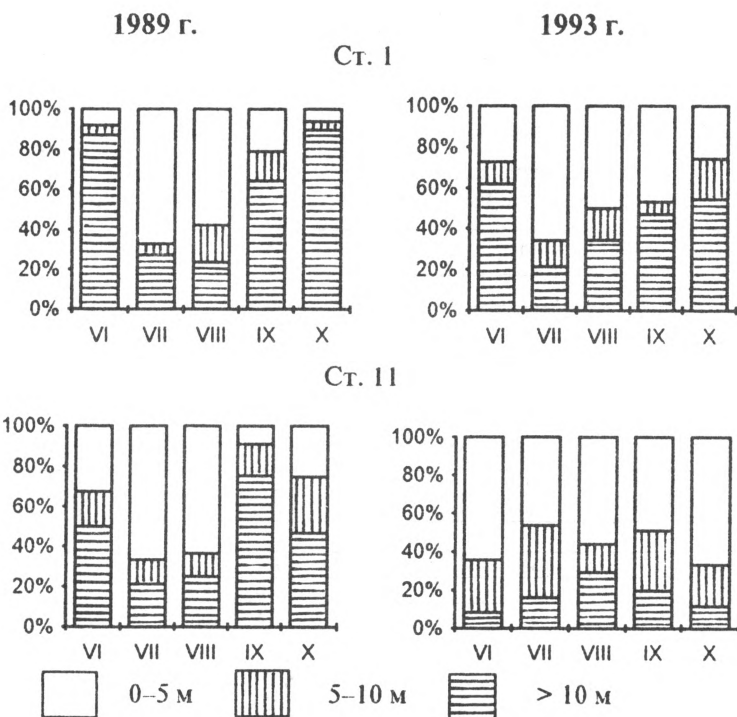


Рис. 14. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (% от общей биомассы)

В летний период (июль-август) в верхних слоях воды обитает и основная часть популяций *E. gracilis* (1.6-9.4), а также мезоциклопов, в том числе *M. leuckarti* (4.5—10.3) и *M. oithonoides* (3.9—12.5 тыс. экз./м³). Ветвистоусые в июле представлены преимущественно *B. obt. lacustris*, поскольку именно в начале лета наблюдается пик в развитии этого рачка (3.1-17.6). В августе босмины сменяются *D. cristata* (7.4-15.1 и до 110 тыс. экз./м³ в Кондопожской губе). В целом летом на долю ракообразных в верхнем пятиметровом слое приходится по участкам 4-18% общей численности и 32-86% биомассы сообщества. При этом биомасса клadoцер достигает 50-70% от общей в данной группе планктона, ниже 10 м их не более 8-12%. Содержание copepod, напротив, в верхних слоях составляет около 20%, а в нижних возрастает в 2-3 раза.

Таблица 14

Динамика вертикального распределения зоопланктона (биомасса, мг/м³)
в заливе Большое Онего

Слой	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее за сезон
1989						
<i>Infusoria</i>						
1	5.5	23.8	5.4	34.6	32.7	20.4
2	5.1	2.8	4.0	40.0	17.1	13.8
3	2.4	13.6	1.2	4.2	41.3	12.5
<i>Rotatoria</i>						
1	0.4	612.1	145.6	23.9	2.0	156.8
2	0.04	21.0	60.2	7.3	1.5	18.0
3	0.06	0.7	0.4	0.8	0.2	0.4
<i>Crustacea</i>						
1	27.0	488.0	902.0	98.0	25.0	308.0
2	14.0	72.0	274.0	60.0	24.0	89.0
3	16.0	20.0	24.0	28.0	24.0	22.0
Зоопланктон в целом						
1	33.0	1124.0	1053.0	156.0	60.0	485.0
2	19.0	96.0	338.0	107.0	42.0	121.0
3	18.0	34.0	25.0	33.0	65.0	35.0
1993						
<i>Infusoria</i>						
1	2.0	37.9	18.0	2.4	2.4	12.5
2	1.4	2.1	20.7	9.9	9.9	8.8
3	1.7	0.6	4.2	1.7	1.7	2.0
<i>Rotatoria</i>						
1	1.6	50.6	412.1	36.2	18.2	103.7
2	1.4	2.2	216.0	5.8	4.2	45.9
3	0.2	0.2	19.9	0.9	1.5	4.5
<i>Crustacea</i>						
1	26.0	207.0	950.0	199.0	50.0	286.0
2	9.0	53.0	187.0	15.0	39.0	61.0
3	3.0	5.0	49.0	17.0	8.0	16.0
Зоопланктон в целом						
1	29.0	296.0	1380.0	238.0	70.0	403.0
2	12.0	57.0	424.0	31.0	53.0	115.0
3	5.0	6.0	73.0	19.0	12.0	23.0

Осенняя гомотермия, как и весенняя, приводит к выравниванию количества особей по вертикали. Благодаря тому, что в сентябре-октябре начинают опускаться в нижние слои воды многие ракообразные (диаптомус, мезоциклопы, босмины), основная часть биомассы, особенно на глубоководных участках, вновь сосредоточивается в гипolimнионе - более 90% (рис. 14).

Распределение организмов в толще воды в большой степени зависит от термического режима того или иного года, определяющего вертикальное расслоение вод. Так, в 1989 г. теплая весна и относительно высокая температура обусловили быстрое прогревание водных масс и формирование узкого слоя температурного скачка, резко разделившего сообщество. Даже в заливе Большое Онего сложилась ситуация, когда доля кладоцер в слое 0-5 м достигала 60%, что нехарактерно для этого глубоководного района озера. В слое 5-10 м процент кладоцер снижался до 45, а ниже 10 м составлял около 20. В 1991 г. в результате иного температурного режима и летних штормов эпилимнион имел большую толщину, а слой скачка был менее выражен. Соответственно этому и сообщество планктеров в толще воды было более сходным по структуре: процент кладоцер в слое 0-5 составил 42, в слое 5-10 м - 46 и ниже 10 м - 44.

Максимальная вертикальная стратификация зоопланктона наблюдается в различные периоды вегетационного сезона, к примеру, в 1989 и 1993 гг. - в июле, а в 1991 г. - в августе. В среднем от 30 (глубоководные участки) до 60% (среднеглубокие) общей численности и соответственно от 40—60 до 60—80% общей биомассы сообщества концентрируется в слое эпилимниона (0-10 м). При этом на долю *Infusoria* в среднем за вегетационный сезон приходится 84% общего числа организмов, *Rotatoria* — 11, *Crustacea* — 4, в биомассе это соотношение составляет соответственно по группам - 19, 24 и 56.

Совсем иная картина наблюдается в вертикальном распределении зоопланктона в озере зимой. Примером может служить глубоководный район (табл. 15). Видно, что лишь около 20% особей (22% биомассы) населяют верхний 10-метровый слой. В слоях глубже 20 м отмечается увеличение плотности популяций зоопланктона - более 50% общего числа организмов и свыше 60% биомассы.

Таблица 15

Вертикальное распределение зоопланктона в подледный период.
Март 1978 г.

Слой, м	<i>Infusoria</i>		<i>Rotatoria</i>		<i>Crustacea</i>		Сумма	
	1	2	1	2	1	2	1 (%)	2 (%)
0—5	49.0	13.2	0.90	0.5	5.0	18.0	54.9 (13)	31.7 (16)
5—10	43.0	4.3	0.24	0.1	1.7	7.0	44.9 (10)	11.4 (6)
10—20	49.5	4.2	0.04	0.1	0.6	11.0	50.1 (23)	15.3 (15)
>20	47.0	4.4	0.04	0.1	0.3	21.0	47.3 (54)	25.5 (63)
Под 1 м ²	274.5	158.5	224.5	57.0	501.0	153.0	1182.5	637.5

Примечание. 1 - численность, экз./м³; 2 — биомасса, мг/м³.

.....

Функциональные характеристики зоопланктона

.....

Дыхание Для эколога большой интерес представляют как абсолютные, так и относительные величины потребления кислорода организмами. Они позволяют судить об их значении в процессах превращения вещества и энергии в экосистеме. Как известно, количество потребленного на обменные процессы кислорода обуславливает интенсивность процессов деструкции и зависит от внешних условий (прежде всего температуры воды), массы тела, численности организмов (Винберг, 1956, 1983; Сушеня, 1972; Хлебович, 1974, 1979; Иванова, 1985, 1987; Сушеня и др., 1990).

Большинство имеющихся данных по дыханию свободноживущих инфузорий свидетельствует о чрезвычайно высокой интенсивности метаболизма этой группы зоопланктона. Как известно, наибольшей скоростью потребления кислорода характеризуются крупные инфузории, напротив, интенсивность дыхания выше у мелких. Показано, что потребление кислорода зависит не только от размеров особей, но в не меньшей мере - от температуры, времени года и суток, концентрации кислорода в среде, стадии жизненного цикла, активности животного, его генетических особенностей. Расчетные величины потребления кислорода инфузориями в течение вегетационного сезона, выполненные по формуле Т.Хлебович с внесением температурной поправки, свидетельствуют о том, что наиболее интенсивно потребляется кислород летом на участках с высокой их численностью (табл. 16). Так, максимальных значений эта величина достигала в вершинной части Кондопожской губы - до 9.7 (июль 1989 г.)—16.2 млО₂/м³ · сут. (июнь 1993 г.). При глубине 13 м она составила под 1 м² соответственно 121.5 и 210.5 млО₂/м³ · сут. и оказалась даже несколько выше величин, рассчитанных для глубоководной центральной части (80 м), соответственно 93.2 и 103.2 млО₂/м³ · сут. В среднем потребление кислорода на дыхание инфузорий в этой губе составило 6.5 в вершинной части и 0.66 млО₂/м³ · сут. в центральной, что соответствует окислению 63.5 и 6.4 мг сырого органического вещества в 1 м³ воды за сут., а за вегетационный период (120 дней) - 7.0 и 0.7 г/м³.

Таблица 16

Динамика суточного потребления кислорода (млО₂/м² · сут.)
планктонными простейшими, коловратками и ракообразными
в разнотипных заливах Онежского озера

Станция	VI	VII	VIII	IX	IX	Среднее
<i>Infusoria</i>						
1989						
1	4.9	24.3	14.3	22.5	47.6	22.7
11	20.6	117.7	48.8	15.4	51.0	50.7
24	14.9	38.6	38.6	13.8	10.0	23.2
18	37.4	93.2	18.5	22.5	30.2	40.4
8	46.8	121.5	14.6	19.6	18.5	44.2
1993						
1	6.5	10.2	42.0	5.7	5.7	14.0
11	37.8	16.1	68.9	6.2	6.2	27.1
24	32.3	32.8	16.3	3.8	3.8	17.8
18	103.2	58.8	70.4	12.1	12.1	51.3
8	210.5	13.9	165.7	17.6	17.5	85.1
<i>Rotatoria</i>						
1989						
1	0.4	281.9	52.8	9.6	0.8	69.1
11	3.3	87.5	20.8	0.8	1.4	22.8
24	23.4	205.7	39.5	2.1	13.6	56.8
18	119.7	384.9	29.9	3.1	52.2	117.9
8	4.6	84.3	134.1	3.8	33.6	52.7
1993						
1	0.7	13.2	182.1	10.9	45	42.2
И	3.3	7.0	69.6	11.8	5.6	19.5
24	10.5	80.6	27.7	8.3	1.6	29.7
18	15.9	242.4	389.1	24.5	15.8	137.5
8	8.3	70.7	151.1	10.4	3.6	48.8
<i>Crustacea</i>						
1989						
1	19.2	94.8	177.4	40.4	24.6	71.3
11	25.8	99.5	143.1	58.2	15.9	68.5
24	10.2	50.5	238.3	23.2	12.4	66.9
18	27.3	103.2	265.6	47.3	45.8	97.8
8	23.3	224.8	1066.8	82.8	35.5	286.6
1993						
1	3.9	33.9	197.7	29.5	14.1	55.8
11	8.7	10.8	116.3	35.6	20.7	38.4
24	7.3	11.4	131.3	34.7	8.1	38.6
18	9.5	21.2	251.2	36.7	39.9	71.7
8	2.8	14.6	361.3	75.7	27.2	100.3

В целом простейшие принципиально не отличаются характером зависимости скорости дыхания от содержания кислорода в среде от других животных. В естественных условиях кислород может лимитировать интенсивность обмена главным образом лишь там, где его очень мало. В Онежском озере дефицита кислорода в воде обычно не наблюдается, за исключением отдельных участков в зимний период. Содержание его изменяется по районам озера от 10 до 14 мг/л, а в Кондопожской губе летом - от 3.6 (вершина) до 10.5 (на выходе) (Пирожкова, 1990). Наши расчеты показывают, что на энергетические затраты сообщества в целом расходуется, как и в других олиготрофных озерах, менее 1% кислорода (Андроникова, 1996). Наибольшими величинами суточного потребления кислорода зоопланктоном выделяется Кондопожская губа, особенно ее вершинная часть (летом 2.4%). В 1989 г. повсеместно максимум у простейших приходился на июль, а в 1993 г. по участкам - на июнь или август. Максимальное потребление кислорода у ракообразных наблюдалось в августе (табл. 16).

Рассчитаны показатели деструкции органического вещества, осуществляемой в процессе жизнедеятельности (дыхания) сообщества в целом и с разделением на его основные группы (табл. 17). Общая величина трат на обмен зоопланктона колебалась по участкам от 50 до 110 ккал/м² (290 ккал/м² на ст. 8) или от 760 до 3800 ккал/м³. В течение вегетационного периода эти цифры изменялись довольно значительно. Максимальные показатели приходились на июль (1989 г.) или август (1993 г.) - периоды массового развития зоопланктона, наименьшие наблюдались обычно в начале и в конце сезона (июнь и сентябрь).

Максимальная величина деструкции органического вещества за счет ракообразных отмечалась в августе, а в целом на их долю на протяжении июля-сентября приходилось более половины от общей величины. Роль коловраток значительна в различных районах озера (от 33 до 48% от общей) уже в начале сезона. Доля инфузорий наиболее высока в июне (30-69%), в течение лета она уменьшается, а затем вновь возрастает в сентябре (40-50%). Участие массовых видов рачков в деструкции органического вещества за вегетационный период в своей группе выражается следующим образом (%): *Limnocalanus macrurus* - 15 (колебания в течение сезона 4-30), *Eudiaptomus gracilis* - 20 (10-32), *Mesocyclops* - 14 (8-20), *Daphnia cristata* - 13 (3-24), *Bosmina obt. lacustris* - 10 (4-16); среди коловраток преобладает *Asplanchna* - 60 (27-85), меньше приходится на долю *Kellicottia* - 7 (2-23) и *Polyarthra* - 10 (2-30).

Таблица 17

Сезонное изменение деструкции органического вещества зоопланктоном
(R, ккал/м²) и соотношение основных групп (%) по участкам

	VI		VII		VIII		IX		За сезон
	R	%	R	%	R	%	R	%	R
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1989									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	2.0	14	3.2	23	3.3	23	5.3	38	13.8
<i>Rotatoria</i>	2.7	35	4.1	52	0.8	10	0.1	1	7.7
<i>Crustacea</i>	7.5	13	22.5	41	19.6	36	4.9	9	54.5
м	8.5	14	21.9	37	19.0	32	9.1	15	58.7
х	3.6	21	7.8	45	4.6	26	1.1	6	17.1
Сумма	12.2		29.8		23.7		10.3		76.0
Станция 11									
<i>Infusoria</i>	9.3	29	12.4	38	5.3	16	5.0	15	32.0
<i>Rotatoria</i>	3.1	37	4.1	49	0.9	11	0.1	1	8.3
<i>Crustacea</i>	8.2	17	17.7	36	16.6	34	5.6	11	48.2
м	18.4	24	29.0	38	18.4	24	9.5	12	75.4
х	2.1	16	5.1	39	4.5	34	1.1	8	12.9
Сумма	20.6		34.2		22.9		10.7		88.1
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	3.5	21	6.0	37	4.8	29	1.7	11	16.1
<i>Rotatoria</i>	6.9	38	8.8	48	1.8	9	0.5	3	18.1
<i>Crustacea</i>	4.0	7	22.5	42	24.2	45	2.7	5	53.3
м	11.2	16	29.1	42	24.2	35	4.1	6	68.7
х	3.1	17	8.1	43	6.4	34	0.9	4	18.6
Сумма	14.5		37.3		30.7		5.0		87.5
Станция 18									
<i>Infusoria</i>	8.6	34	8.7	34	3.7	14	4.0	16	25.2
<i>Rotatoria</i>	5.4	45	5.3	44	0.5	4	0.7	5	11.9
<i>Crustacea</i>	8.5	11	28.6	39	28.1	38	7.2	10	72.6
м	19.5	21	36.1	39	26.8	29	10.1	11	92.6
х	3.1	18	6.6	38	5.4	32	1.8	10	17.0
Сумма	22.6		42.7		32.3		12.0		109.7
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	11.6	39	10.8	37	3.3	И	3.3	11	29.2
<i>Rotatoria</i>	5.0	15	14.1	43	10.8	33	2.7	8	32.7
<i>Crustacea</i>	16.2	7	97.3	43	103.3	45	9.5	4	226.4
м	25.6	10	101.3	42	99.1	41	13.0	5	239.1
х	7.3	14	20.8	42	18.4	37	2.6	5	49.2
Сумма	32.9		122.2		117.6		15.6		288.4

Окончание табл. 17

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1993									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	1.4	14	3.6	37	3.8	40	0.8	7	9.7
<i>Rotatoria</i>	0.2	3	2.0	43	2.3	50	0.2	3	4.6
<i>Crustacea</i>	3.0	7	16.3	39	18.7	45	3.1	7	41.2
м	3.6	8	17.4	39	19.9	45	3.2	7	44.1
х	0.9	8	4.6	40	5.0	43	0.8	7	11.4
Сумма	4.5		22.0		24.9		4.0		55.6
Станция 11									
<i>Infusoria</i>	4.9	29	6.2	37	4.4	26	1.1	6	16.7
<i>Rotatoria</i>	0.5	7	2.9	43	2.4	36	0.8	12	6.7
<i>Crustacea</i>	1.8	7	9.2	36	8.8	35	5.2	20	25.1
м	6.0	15	13.9	36	11.9	31	6.0	15	37.9
х	1.2	11	4.5	42	3.7	35	1.1	10	10.7
Сумма	7.2		18.4		15.7		7.1		48.6
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	5.3	48	3.3	30	1.8	16	0.5	4	10.9
<i>Rotatoria</i>	3.3	33	4.0	40	2.3	23	0.3	3	10.0
<i>Crustacea</i>	1.5	5	9.7	33	14.9	51	2.8	9	28.9
м	8.3	21	12.7	32	14.2	37	3.2	8	38.5
х	1.8	15	4.4	38	4.8	42	0.4	3	11.4
Сумма	10.2		17.1		19.0		3.6		49.9
Станция 18									
<i>Infusoria</i>	14.1	45	8.1	26	7.3	23	1.5	4	31.2
<i>Rotatoria</i>	3.7	22	6.5	39	6.1	36	0.4	2	16.8
<i>Crustacea</i>	2.7	5	17.2	34	25.9	51	4.8	9	50.6
м	17.9	21	26.4	32	32.3	39	5.2	6	81.9
х	2.6	16	5.4	32	7.0	42	1.5	9	16.7
Сумма	20.5		31.9		39.3		6.7		98.6
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	19.5	39	10.9	22	16.3	32	2.9	5	49.7
<i>Rotatoria</i>	5.7	19	11.5	38	12.1	40	0.8	2	30.2
<i>Crustacea</i>	3.2	4	22.8	31	38.2	53	7.2	10	71.5
м	24.7	18	40.5	29	60.2	44	9.8	7	135.4
х	3.7	23	4.8	29	6.4	39	1.2	7	16.1
Сумма	28.4		45.3		66.6		11.0		151.5

Примечание. Здесь и в табл. 21, 22, 24: м — мирный, х — хищный зоопланктон.

Суммарная деструкция в планктоне (фито-, бактерио- и зоопланктон) в отдельных районах озера составляла за вегетационный сезон 1993 г. 740-1740 ккал/м² (19-73 ккал/м³) (табл. 18). Максимальные величины отмечены в глубоководных районах в июле (450-690

ккал/м²), в более мелководных - в августе (260-290 ккал/м²). Основную роль в деструкции органического вещества, как известно, играет бактериопланктон. В Онежском озере это около 80% от суммы трат на обмен всем планктоном (Тимакова и др., 1996). Количество минерализуемого органического вещества зоопланктонным сообществом значительно колеблется в течение вегетационного периода и по участкам. В общей величине деструкции дыхание зоопланктона, учитывая имеющиеся сведения по другим водоемам (Иванова, 1976; Андроникова, 1996), составляет относительно небольшой процент - от 3 в заливе Большое Онего (при диапазоне колебаний в течение сезона 1.4-4.0) до 7 (3-11) в губах и 15 в вершинной части Кондопожской губы (3-23). Максимальные показатели относились к июлю-августу - периоду массового развития организмов. Средняя биомасса зоопланктона на этих участках различалась в 2-3 (ст. 11, 18)—18 (ст. 8) раз (табл. 6).

Таблица 18

Соотношение общей величины (ккал/м²) деструкции (D) и дыхания (R) зоопланктона в 1993 г.

Месяц	Залив Большое Онего			Петрозаводская губа			Кондопожская губа					
	Ст. I			Ст. 11			Ст. 18			Ст. 8		
	D	R	%	D	R	%	D	R	%	D	R	%
VI	320	4.6	1.4	90	7.3	8.3	390	20.6	5.3	190	28.5	15.0
VII	690	22.0	2.9	200	18.5	9.2	460	31.9	7.0	195	45.4	23.3
VIII	590	25.0	3.6	260	15.8	6.1	370	39.4	10.7	290	66.7	22.7
IX	140	4.0	2.9	190	7.2	3.7	200	6.8	3.4	330	11.0	3.3
Сумма	1740	55.6	3.2	740	48.8	6.6	1420	98.7	7.0	1005	151.6	15.1

Продукция зоопланктона Результаты определения продукции и Р/В-коэффициентов показали, что суточные Р/В-коэффициенты отдельных видов колеблются у копепод от 0.001 до 0.17, у кладоцер и коловраток они достигают, как и в других озерах, более высоких значений - от 0.03 до 0.13 и от 0.02 до 0.33 соответственно, а у простейших увеличиваются до 0.41-1.57 (табл. 19). Месячные Р/В-коэффициенты копепод изменяются в пределах от 0.13 до 4.6, кладоцер - от 1.5 до 4.3, коловраток - от 1.2 до 11.5 (табл. 20). Таким образом, значения Р/В-коэффициентов у массовых видов зоопланктона, как и рассчитанные нами ранее (Куликова, 1981, 1982, 1992), находятся в пределах колебаний (ближе к нижним границам), отмеченных в литературе для ряда разнотипных водоемов (Иванова, 1973, 1985; Андроникова, 1996).

Таблица 19

Суточные Р/В-коэффициенты массовых видов зоопланктона. 1989 г.

Станция	VI	VII	Mil	IX	X
1	2	3	4	5	6
<i>Tintinnidium pusillum</i>					
1	0.540	0.650	0.910	0.870	0.700
11	0.860	0.800	1.570	1.100	0.860
18	0.630	0.700	1.060	1.020	0.810
8	0.860	0.800	1.570	1.090	0.860
<i>Tintinnopsis cratera</i>					
1	0.410	0.920	1.240	0.660	0.520
11	0.670	1.110	1.360	0.830	0.650
18	0.500	0.560	1.320	0.800	0.700
8	0.670	1.110	1.360	0.830	0.650
<i>Urotricha pelagica</i>					
1	0.490	1.130	1.240	0.890	0.730
11	0.850	0.730	1.530	0.980	0.810
18	0.630	0.560	1.340	0.890	0.840
8	1.050	1.580	1.460	1.040	0.800
<i>Asplanchna priodonta</i>					
1	0.009	0.021	0.023	0.013	0.011
11	0.014	0.021	0.024	0.013	0.017
18	0.010	0.030	0.024	0.016	0.014
8	0.019	0.031	0.026	0.018	0.016
<i>Kellicottia longispina</i>					
1	0.082	0.245	0.274	0.173	0.078
11	0.148	0.231	0.309	0.188	0.151
18	0.131	0.280	0.313	0.163	0.151
8	0.180	0.295	0.326	0.184	0.148
<i>Polyarthra dolichoptera</i>					
1	0.120	0.203	0.208	0.139	0.120
11	0.140	0.179	0.259	0.157	0.125
18	0.123	0.132	0.214	0.174	0.140
8	0.172	0.288	0.315	0.177	1.145
<i>Eudiaptomus gracilis</i>					
1	0.004	0.066	0.077	0.061	0.006
11	0.013	0.059	0.062	0.045	0.022
18	0.068	0.102	0.084	0.075	0.022
8	0.047	0.073	0.056	0.082	0.012
<i>Mesocyclops leuckarti</i>					
1	0.032	0.057	0.113	0.088	0.060
11	0.024	0.090	0.107	0.090	0.076
18	0.094	0.177	0.089	0.098	0.083
8	0.018	0.127	0.092	0.098	0.084

Окончание табл. 19

1	2	3	4	5	6
<i>Mesocyclops oithonoides</i>					
1	0.035	0.084	0.130	0.095	0.053
11	0.057	0.094	0.132	0.067	0.080
18	0.050	0.132	0.117	0.094	0.081
8	0.059	0.126	0.134	0.081	0.084
<i>Daphnia cristata</i>					
1	0.025	0.090	0.109	0.056	0.041
11	0.049	0.089	0.117	0.069	0.051
18	0.039	0.086	0.117	0.063	0.050
8	0.065	0.120	0.117	0.071	0.054
<i>Bosmina obt. lacustris</i>					
1	0.035	0.107	0.051	0.062	0.047
11	0.055	0.105	0.087	0.075	0.057
18	0.052	0.122	0.090	0.071	0.059
8	0.073	0.131	0.117	0.079	0.060

Таблица 20

Месячная продукция (Р, ккал/м²) и Р/В-коэффициенты массовых видов зоопланктона. 1993 г.

Станция	VI		VII		VIII		IX		За сезон	
	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tintinnidium pusillum</i>										
1	0.046	17.9	0.043	22.0	0.057	26.5	0.084	23.4	0.230	84.8
11	0.201	24.7	0.170	26.1	0.055	38.8	0.177	26.7	0.603	97.9
18	0.214	19.5	0.104	21.8	0.280	29.0	0.297	29.7	0.895	104.1
8	0.238	25.2	0.202	25.6	0.298	35.7	0.303	35.2	1.041	143.5
<i>Tintinnopsis cratera</i>										
1	0.014	16.4	0.088	35.2	0.243	25.7	0.240	19.9	0.585	96.8
11	0.254	28.7	0.476	37.5	0.580	30.8	0.347	24.0	1.657	136.8
18	0.188	16.3	0.190	19.5	0.206	26.2	0.180	23.5	0.764	93.8
8	0.124	42.3	0.213	42.1	0.128	35.7	0.035	25.4	0.500	182.7
<i>Urotricha pelagica</i>										
1	0.015	22.4	0.077	36.6	0.096	33.1	0.039	25.3	0.227	141.3
11	0.205	22.3	0.305	27.7	0.159	41.0	0.039	28.7	0.708	133.2
18	0.164	17.8	0.140	21.1	0.056	37.7	0.013	25.9	0.373	85.6
8	0.200	44.5	0.223	46.6	0.068	39.5	0.063	25.7	0.554	171.5
<i>Asplanchna priodonta</i>										
1	0.034	1.0	0.588	1.0	0.679	1.2	0.026	0.6	1.327	5.6
11	0.096	1.0	0.758	1.3	0.583	1.1	0.121	1.1	1.558	5.6
18	1.224	1.0	2.129	0.9	1.878	1.5	0.070	0.7	5.301	5.4
8	1.619	1.1	2.934	1.0	2.702	1.8	0.070	0.8	7.324	6.3

Окончание табл. 20

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Kellicottia longispina</i>										
1	0.004	3.6	0.090	6.8	0.111	7.7	0.012	3.8	0.218	31.9
11	0.020	5.2	0.088	8.0	0.099	6.0	0.067	6.9	0.274	29.1
18	0.074	4.7	0.215	6.2	0.270	9.6	0.009	4.1	0.568	32.0
8	0.118	5.7	0.214	5.8	0.426	8.1	0.162	5.3	0.919	30.6
<i>Polyarthra dolichoptera</i>										
1	0.021	5.9	0.145	5.9	0.177	6.5	0.024	4.0	0.367	30.0
11	0.023	4.9	0.262	7.8	0.228	6.1	0.036	7.1	0.549	32.8
18	0.127	4.9	0.259	5.1	0.251	8.9	0.000	0.0	0.636	29.5
8	0.507	5.4	0.826	5.2	0.917	8.6	0.081	5.0	2.331	29.0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>										
1	0.067	0.5	1.298	2.2	1.648	2.7	0.179	1.3	3.192	10.3
11	0.033	1.7	0.184	1.7	0.242	1.6	0.324	2.1	0.784	7.0
18	0.016	0.8	0.823	1.7	1.334	2.4	0.229	1.3	2.402	9.1
8	0.039	2.1	0.097	1.9	0.222	2.5	0.144	1.4	0.503	8.2
<i>Mesocyclops leuckarti</i>										
1	0.050	2.4	0.138	2.8	0.127	3.1	0.028	1.3	0.342	12.0
11	0.020	2.3	0.072	2.7	0.161	2.4	0.226	3.6	0.480	12.5
18	0.032	1.9	0.168	2.6	0.340	3.5	0.139	1.7	0.678	10.9
8	0.094	2.6	0.110	1.9	0.175	2.9	0.024	2.1	0.402	10.6
<i>Mesocyclops oithonoides</i>										
1	0.026	1.4	0.204	3.2	0.227	4.1	0.018	1.6	0.475	15.1
11	0.017	2.1	0.138	3.0	0.204	2.5	0.208	3.8	0.566	13.4
18	0.040	1.7	0.419	3.1	0.700	4.2	0.133	2.1	1.292	14.9
8	0.015	1.4	0.155	2.6	0.388	3.8	0.172	2.8	0.730	14.8
<i>Daphnia cristata</i>										
1	0.006	2.2	0.252	2.7	0.403	2.6	0.105	1.6	0.766	12.0
11	0.020	2.0	0.344	3.2	0.658	2.1	0.655	2.8	1.677	12.2
18	0.007	1.8	1.319	2.6	2.244	3.4	0.305	1.5	3.875	14.0
8	0.062	2.4	3.295	2.6	6.321	3.3	1.406	1.9	11.09	13.9
<i>Bosmina obt. lacustris</i>										
1	0.035	2.2	1.343	2.1	1.668	2.4	0.120	1.5	3.167	11.1
11	0.042	2.1	1.034	3.3	0.846	2.7	0.086	2.4	2.008	14.1
18	0.127	2.0	1.608	2.4	2.269	3.5	0.141	1.5	4.145	13.4
8	0.287	2.1	4.980	2.6	7.711	3.8	1.188	1.8	14.17	14.0

Среди инфузорий такие довольно мелкие круглогодичные формы, как *Tintinnidium pusillum*, *Tintinnopsis cratera*, *Strombidium viride*, *Urotricha pelagica* (0.01-0.03 мкг, первые два вида без учета домиков), составляя в среднем за вегетационный сезон 32-43% по численности, создают 12-13% продукции (от суммарной всех инфузорий за 120 сут.). Максимальный темп прироста наблюдался повсеместно в августе. Фракция крупных инфузорий (1.0-8.0 мкг), в которую входят *Amphileptus tracheioides*, *Bursella spumosa*, *Dileptus anser*, *Paradileptus conicus*, *Teuthophrys tri-*

sulca, *Bursaridium pseudobursaria*, при небольшом количественном развитии (в среднем за вегетационный сезон 0.6-2.2% от суммарной численности простейших) создает 6-35% их сезонной продукции. Наиболее высокими ее показателями, как и Р/В-коэффициентов, отличается Кондопожская губа, особенно ее вершинная часть, где указанные виды составляли от 13 до 43% суточной продукции протистопланктона в целом, а наименьшими - залив Большое Онего.

Из коловраток наибольшим темпом продуцирования, обычно в июле-августе, отличались *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra dolichoptera* (0.1-1.0 ккал/м²). Однако более значительную часть продукции в этой группе зоопланктона создавала (июнь-июль 1989 г., июль-август 1993 г.) *Asplanchna* (0.3—4.0 ккал/м²), особенно в Кондопожской губе, где коловратки, как отмечалось ранее, составляют заметную долю общей численности и биомассы, а в продукции на них вместе с аспланхной приходится до 25%.

Среди копепод наиболее высокий темп продуцирования, совпадающий с периодом массового размножения и развития нового поколения (июль-август 1989 г., август 1993 г.), наблюдался у *Mesocyclops oithonoides*. Несмотря на свои небольшие размеры, этот рачок создавал продукцию (0.5-5.2 ккал/м² за сезон), в 1.5-2 раза превышающую таковую у *M. leuckarti* и сравнимую с продукцией более крупных рачков, в частности самого многочисленного в этой группе вида - *Eudiaptomus gracilis* (0.5-3.8 ккал/м²), а в вершинной части Кондопожской губы и значительно выше. Напротив, у *Limnocalanus macrurus*, холодноводного рачка с длительным периодом развития, Р/В-коэффициент (колебания по районам озера в разные годы 0.1-1.8 за сезон) ниже, чем у других представителей группы *Copepoda*, а большая часть продукции создается в июне, когда популяция в основном представлена копеподами.

В группе кладоцер наибольший удельный вес в общей продукции, как и по биомассе, имела *Daphnia cristata*. Максимальные величины наблюдались в июле-августе, 0.3-2.2 в 1993 г. и 1.5-3.6 ккал/м² в 1989 г., когда популяция дафний на 80-90% была представлена молодью. Весьма значительной (50-60% от суммарной продукции рачков) роль этого вида была в заливе Большое Онего, а продукция ракообразных в Кондопожской губе, до 40 ккал/м² в 1989 г., более чем наполовину (30-80% по участкам) была составлена именно дафнией. На месяц раньше, в июне, основная часть продукции ветвистоусых рачков создавалась за счет *Bosmina obt. lacustris* (0.04-2.0 ккал/м²).

При расчете продукции сообщества принималась во внимание и генеративная часть продукции ракообразных, которая у циклопов со-

ставляла в среднем около 12% за сезон, у каланоид и кладоцер по 13. В августе у каланоид и у циклопид этот показатель увеличивался соответственно до 28 и 21%, а у кладоцер - в июле до 19%.

Изучение динамики продукционного процесса зоопланктонного сообщества в течение вегетационного периода показывает, что максимальная продукция, 13-62 ккал/м² в 1989 г. и 8-39 ккал/м² в 1993 г., создавалась в исследованных районах озера, как правило, в июле, а на глубоководных участках - позже на месяц (табл. 21). В августе она была несколько меньше или соизмеримой с июльской. Именно в этот период самых высоких значений в сезоне (от 3.0 до 49.0 ккал/м² по участкам) достигала продукция ракообразных, составляя основу продукции (46-82%) всего сообщества. Максимальная продукция коловраток наблюдалась в июле (1.0-7.2 ккал/м²). В 1989 г. в связи, как отмечалось ранее, с более ранним прогревом водных масс, заметная ее часть создавалась уже в июне (15-50% от общей), а в холодном 1993 г., напротив, позже - в июле-августе (12-26%).

Различия в температурном режиме водных масс нашли отражение и в продукционных характеристиках простейших. В 1993 г. максимальное участие инфузорий в образовании продукции отмечалось в июне (56-87% от общей), в 1989 г., отличавшемся ранней весной, первый пик в развитии организмов этой группы планктона был нами, скорее всего, пропущен, но зато зарегистрирован второй максимум в конце вегетационного сезона - сентябре, когда значение простейших в общей продукции зоопланктона составляло по участкам 60-85%.

Таким образом, анализ сезонного распределения продукции всего сообщества в течение сезонов 1989 и 1993 гг. показывает, что большая ее часть создается в водоеме в июле-августе (по участкам до 30-40% в месяц), в общем за два месяца - около 65%. В этот период наблюдается максимальная биомасса планктона, а температура воды достигает наиболее высоких значений. В весенний период (июнь) образуется в зависимости от термической и динамической обстановки от 8 до 25% сезонной продукции (в среднем за два года - около 20%), а в октябре - от 5 до 15% (в среднем - 10). В целом величину продукции за период наблюдений (июнь-октябрь) можно считать сопоставимой с годовой. Так, в Ладожском озере 97% продукции зоопланктона, создаваемой за год, приходится на июнь-сентябрь (Смирнова, 1982). В оз.Красном (Карельский перешеек) за период ледостава (ноябрь-апрель) она составляет около 3.7 (мирный) - 8.5% (хищный) от годовой (Андроникова, 1976). В озерах Центрального Забайкалья только 2.5% продукции инфузорий создается зимой (Локоть, 1987).

Таблица 21

Сезонное изменение продукции (Р, ккал/м²)
и соотношения основных групп зоопланктона (%) по участкам

	VI		VII		VIII		IX		За сезон
	Р	%	Р	%	Р	%	Р	%	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1989									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	1.7	14	2.7	23	2.7	23	4.5	38	11.7
<i>Rotatoria</i>	1.6	36	2.3	52	0.4	9	0.1	1	4.5
<i>Crustacea</i>	2.1	12	7.6	44	6.6	38	0.8	4	17.1
м	4.3	15	10.6	37	8.5	30	4.8	17	28.4
х	1.0	22	2.1	43	1.2	24	0.4	9	4.9
Сумма	5.4		12.8		9.8		5.3		33.3
Станция 11									
<i>Infusoria</i>	7.8	29	10.5	38	4.5	16	4.2	15	27.2
<i>Rotatoria</i>	1.9	38	2.5	50	0.5	10	0.1	1	4.9
<i>Crustacea</i>	2.7	19	6.0	43	4.4	31	0.8	6	13.9
м	11.8	27	17.6	41	8.2	19	4.9	11	42.6
х	0.6	18	1.4	40	1.2	35	0.2	6	3.5
Сумма	12.5		19.0		9.5		5.1		46.1
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	3.0	21	5.1	37	4.0	29	1.5	11	13.7
<i>Rotatoria</i>	4.1	40	5.0	48	0.9	8	0.3	2	10.4
<i>Crustacea</i>	1.1	6	7.1	42	7.6	46	0.6	3	16.5
м	6.9	19	14.7	42	11.1	31	2.2	6	35.0
х	1.3	25	2.5	45	1.4	25	0.2	4	5.5
Сумма	8.3		17.2		12.5		2.4		40.6
Станция 18									
<i>Infusoria</i>	7.3	34	7.4	34	3.1	14	3.4	16	21.4
<i>Rotatoria</i>	3.1	46	3.0	44	0.3	4	0.4	5	6.7
<i>Crustacea</i>	1.8	10	7.6	41	7.5	41	1.1	6	18.1
м	10.9	26	16.1	39	9.7	23	4.3	10	41.2
х	1.3	26	1.9	37	1.2	23	0.6	12	5.1
Сумма	12.3		18.0		10.9		4.9		46.3
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	9.9	39	9.2	37	2.8	11	2.8	11	24.9
<i>Rotatoria</i>	2.9	17	7.2	42	5.1	30	1.6	9	16.9
<i>Crustacea</i>	6.8	6	46.0	43	49.4	46	3.7	3	106.1
м	16.7	12	55.7	42	52.2	39	7.2	5	131.8
х	3.0	19	6.8	42	5.2	32	0.9	5	16.0
Сумма	19.7		62.5		57.4		8.2		147.9

Окончание табл. 21

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1993									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	1.2	14	3.1	37	3.3	40	0.6	7	8.2
<i>Rotatoria</i>	0.1	3	1.0	42	1.1	49	0.1	3	2.3
<i>Crustacea</i>	0.8	6	4.8	40	5.6	46	0.8	6	12.1
м	1.7	8	7.9	39	9.0	45	1.3	6	19.9
х	0.3	13	1.1	39	1.1	38	0.2	9	2.8
Сумма	2.1		9.0		10.1		1.5		22.8
Станция 11									
<i>Infusoria</i>	4.2	29	5.3	37	3.7	26	1.0	6	14.3
<i>Rotatoria</i>	0.3	7	1.5	42	1.3	36	0.5	13	3.6
<i>Crustacea</i>	0.4	4	2.9	35	3.0	37	1.9	22	8.2
м	4.0	18	7.7	36	6.4	30	2.9	14	21.1
х	0.9	17	2.0	41	1.6	33	0.3	7	5.0
Сумма	4.9		9.7		8.1		3.4		26.2
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	4.5	48	2.8	30	1.5	16	0.4	4	9.3
<i>Rotatoria</i>	1.6	33	2.0	39	1.2	24	0.2	3	5.0
<i>Crustacea</i>	0.5	5	2.7	32	4.5	51	1.0	11	8.7
м	5.7	28	6.5	32	6.3	31	1.4	7	20.0
х	0.9	30	1.0	35	0.9	30	0.1	4	3.0
Сумма	6.6		7.6		7.2		1.5		23.1
Станция 18									
<i>Infusoria</i>	12.0	45	6.9	26	6.2	23	1.3	4	26.6
<i>Rotatoria</i>	1.8	21	3.2	38	3.0	36	0.2	2	8.2
<i>Crustacea</i>	0.5	3	5.4	34	8.5	53	1.5	9	15.9
м	12.9	28	13.8	30	15.8	35	2.5	5	45.0
х	1.4	26	1.7	30	1.9	34	0.5	9	5.7
Сумма	14.4		15.5		17.8		3.0		50.8
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	16.6	39	9.3	22	13.9	32	2.5	6	42.4
<i>Rotatoria</i>	3.0	18	6.1	37	6.6	40	0.5	3	16.1
<i>Crustacea</i>	1.1	3	10.9	32	18.4	54	3.2	9	33.7
м	18.5	21	24.9	28	37.1	42	5.9	6	86.6
х	2.1	37	1.4	25	1.7	30	0.3	6	5.6
Сумма	20.7		26.4		38.9		6.3		92.3

По нашим данным (табл. 21), наиболее продуктивным был 1989 г., что связано с благоприятными температурными условиями в водоеме в течение вегетационного периода. Отношение P_{\max}/P_{\min} за два года наблюдений составило по участкам 1.4 (залив Большое Онего)-1.7 (губы).

Рационы зоопланктона

Многочисленные исследования, подтверждающие известное мнение В.С.Ивлева (1955), показывают, что трофические условия в водоемах относятся к числу факторов первостепенной важности, в значительной степени определяющих уровень развития животного планктона. Температура нередко влияет опосредованно, обуславливая изменения концентрации бактериальной и водорослевой пищи. Так, подо льдом при слабой температурной стратификации (0.1-0.2°C у поверхности и 0.6-2.6°C у дна) и общих низких количественных показателях (4-13 видов и менее 100 тыс. экз./м³ и 0.01 г/м³ у простейших, 4—10 видов и около 2.0 тыс. экз./м³ и 0.01 г/м³ у метазойного планктона) имеются локальные участки повышенной продуктивности. В Петрозаводской губе это юго-западный прибрежный район, принимающий богатые органикой стоки городского коллектора, в котором количество бактерий составляет 3-5 млн кл./мл, а в зоопланктонном сообществе отмечено 23 вида инфузорий численностью 570 тыс. экз./м³ и биомассой 0.22 г/м³ и до 18 видов коловраток и ракообразных с численностью 8 тыс. экз./м³ и биомассой 0.02 г/м³ (Филимонова, Федорова, 1980; Лазарева, 1984; Филимонова, Куликова, 1984).

В Кондопожской губе зона повышенной продуктивности занимает зимой не только вершинную часть, но и распространяется вдоль юго-западного побережья. Количество бактерий увеличивается до 2-3 против 0.5 млн кл./мл в открытой части (Филимонова, 1990). Здесь наблюдается массовое развитие эвритермных и холодноводно-стенотермных видов простейших, всего около 30, с численностью 0.13—1.0 млн экз./м³ и биомассой 0.12-0.54 г/м³ в поверхностном слое (Лазарева, 1986). Существенным является размах колебаний величин, характеризующих метазойный планктон - 4.0 против 170.0 тыс. экз./м³ и 0.01 против 0.06 г/м³ на основной акватории губы. В изобилии развиваются коловратки, до 98% общей численности метазоев и 40% их биомассы, с *Keratella hiemalis* (до 100 экз./м³) на первом месте (Куликова, 1986).

Поток вещества и энергии через планктонное сообщество можно оценить по количеству потребляемого мирными бионтами корма. Методика расчетов предполагает прямую зависимость величин как продукции, так и рационов от величины дыхания, поэтому распределение названных показателей в течение вегетационного сезона и по основным группам, составляющим сообщество, во многом сходно. Увеличивается лишь роль копепод, поскольку взрослые рачки, участвуя в потреблении и деструкции, продукции, как известно, не образуют.

Следует, видимо, сказать, что оценить причины колебаний отношений P_3/P_2 , B_3/B_2 , C_3/C_2 достаточно сложно. В приведенных материалах нужно, конечно, учитывать определенную условность в расчете продукции (P_2 и P_3), вполне вероятную неточность при разделении зоопланктона на трофические уровни - хищный и мирный (наличие факультативных хищников). Специально изучением характера питания массовых видов мы не занимались. Литературные данные свидетельствуют, что значительная часть гидробионтов является эврифагами и лишь немногие имеют узкую пищевую специализацию. Список форм, способных к смешанному питанию, достаточно широк (Крылов, 1989). Что касается простейших, то известно, что многие органические и минеральные вещества, необходимые им для жизни, растворены в воде и могут быть использованы непосредственно через клеточную мембрану вместе с взвешенным органическим веществом или мельчайшими минеральными частицами, на которых они адсорбируются (Брутковская, 1969; Догель и др., 1962; Расмуссен, Клудт, 1969; Orias, Rasmussen, 1977). В литературных источниках имеются сведения о питании многих инфузорий (родов *Stentor*, *Glaucoma*, *Paramecium* и др.) преимущественно бактериями. При этом одни авторы отмечают максимальный темп размножения на конкретных видах бактерий, другие указывают, что в смешанных бактериальных культурах они способны селективно отбирать определенные виды и лучше всего развиваются на средах, близких по составу к природным (Phyllips, 1922; Hetherington, 1933; Bragg, 1936; Kidder, Stuart, 1939a, b; Burbanck, 1942; Burbanck, Gilpin, 1946; Leclie, 1949a, b; Stout, 1956).

Довольно детально освещены в литературе вопросы питания инфузорий водорослями (Павловская, 1971; Kahl, 1930-1935; Sandon, 1932; Picken, 1937; Grell, 1956; Gellert, Tomas, 1961; Dingfelder, 1962; Fenchel, 1968a). Отмечается широкий спектр пищевых частиц в рационе последних (Мордухай-Болтовская, Сорокин, 1965; Павельева, 1971; Мамаева, 1976, 1979; Павельева, Мамаева, 1976; Копылов, 1977; Brook, 1952), приводятся примеры и высокого уровня селективности (Goulder, 1972).

Общепринято деление свободноживущих инфузорий на бактериоядных, растительноядных, хищников и гистофагов (Faure-Fremiet, 1961; Dragesco, 1962; Fenchel, 1968a, b; Persoone, 1968; Hartwig, 1973; и др.). Однако понятно, что подобное деление весьма условно. Так, добычей охотников могут стать не только коловратки, инфузории, но и диатомовые или перидиниевые водоросли, а также бактерии вместе с частицами детрита. Заметную роль в их питании играют и жгутиконосцы (Уморин, 1975), которые в Онежском озере не изучались.

Известно, что крупная коловратка *Asplanchna*, которая составляет немалый процент в группе хищных коловраток и массовое развитие которой обычно бывает приурочено к периодам с высокой численностью мелких коловраток и инфузорий, в зависимости от условий переходит на растительно-детритную диету (Гиляров, 1977; Иванова, Крылов, 1983; Тимохина, 1983; Gilbert, 1980).

В условиях конкретного водоема характер корма хищных рачков может в значительной степени изменяться. Большинству массовых форм хищников свойственны широкие спектры питания, включающие простейших, коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Гиляров, 1987; Крылов, 1989). Важная роль в питании, в частности, циклопов (в том числе *Mesocyclops leuckarti*) принадлежит отдельным группам мелкого зоопланктона - помимо науплиальных и первых копеподитных стадий диаптомид также коловраткам и простейшим. Как правило, это относится к водоемам (к примеру, Рыбинское водохранилище), в которых данная группа животных достигает значительного развития (Монаков, Сорокин, 1971; Монаков, 1976). В то же время экспериментальными исследованиями установлено, что *Mesocyclops leuckarti* и *Cyclops abyssorum* в заливе Большое Онего не могли полностью удовлетворить потребности в пище за счет мелких коловраток, простейших и науплиев копепод и должны были использовать другие источники корма (Крылов, 1982). Определенную роль в питании хищных рачков, особенно в водоемах с низкой биологической продуктивностью, играет взвешенное органическое вещество аллохтонного происхождения, что было показано на примере *Polyphemus pediculus* в заливе Большое Онего (Гутельмахер и др., 1981). Его доля может быть весьма значительной, о чем свидетельствуют результаты изучения питания циклопов (*Cyclops vicinus*) в озере Иссык-Куль (Крылов и др., 1977).

Согласно результатам расчетов рационов, выполненных для отдельных систематических групп и зоопланктона в целом с разделением на трофические уровни, самые высокие величины отмечены в июле (1989 г.) - августе (1993 г.), а по районам озера, как и следовало ожидать, в Кондопожской губе (в 3-4 раза выше) (табл. 22).

За пять месяцев наблюдений относительное значение хищников при всей условности выделения этой части сообщества составило в среднем в общей биомассе около 20% (17-21). Наибольший их процент (28-33) отмечался в глубоководном и примыкающем к нему районах озера и приходился на июнь-июль (1989 г.) или июль-август (1993 г.), а на отдельных участках еще и на сентябрь (табл. 23). В среднем за два года исследований доля хищных простейших составила око-

ло 10%, изменяясь в течение сезона от 0.4 летом до 50% весной. Доля коловраток - около 30%, от 4 до 35—50, а в отдельные периоды (июль-август) и более, до 70%. Основную часть хищного планктона составляли ракообразные, до 50-60% общей биомассы сообщества.

Таблица 22

Сезонное изменение рационов зоопланктона (С, ккал/м²)
и соотношение основных групп (%) по участкам

	VI		VII		VIII		IX		За сезон
	С	%	С	%	С	%	С	%	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1989									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	6.7	14	11.0	23	11.1	23	18.1	38	47.1
<i>Rotatoria</i>	7.0	36	10.2	52	1.9	9	0.3	1	19.4
<i>Crustacea</i>	14.3	12	46.5	41	41.3	37	8.9	8	111.1
м	22.0	14	55.3	37	47.0	31	25.1	16	149.4
х	6.0	21	12.5	44	7.4	26	2.3	8	28.3
Сумма	28.0		67.8		54.4		27.4		177.7
Станция 1 I									
<i>Infusoria</i>	31.7	28	42.4	38	18.3	16	17.2	15	109.7
<i>Rotatoria</i>	8.1	38	10.6	50	2.2	10	0.2	1	21.3
<i>Crustacea</i>	17.2	17	37.2	38	33.0	33	10.1	10	97.7
м	53.4	25	81.7	39	46.0	22	25.9	12	207.1
х	3.7	17	8.6	39	7.6	35	1.7	7	21.6
Сумма	57.1		90.3		53.6		27.6		228.7
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	12.0	21	20.5	37	16.4	29	6.1	11	55.2
<i>Rotatoria</i>	17.8	39	21.9	48	3.9	8	1.4	3	45.0
<i>Crustacea</i>	7.6	7	46.2	42	50.0	45	5.1	4	109.1
м	31.1	17	74.7	42	60.5	34	11.1	6	177.6
х	6.3	20	13.9	43	9.9	31	1.5	4	31.7
Сумма	37.5		88.7		70.4		12.6		209.4
Станция 1 8									
<i>Infusoria</i>	29.6	34	30.0	34	12.7	14	14.0	16	86.4
<i>Rotatoria</i>	13.7	46	13.2	44	1.2	4	1.7	5	29.9
<i>Crustacea</i>	16.5	11	57.7	40	56.7	39	13.2	9	144.2
м	53.3	23	89.5	38	62.0	26	25.4	11	230.4
х	6.5	21	11.5	38	8.5	28	3.4	11	30.1
Сумма	59.9		101.0		70.6		28.9		260.5
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	39.9	39	37.1	37	11.6	11	11.5	11	100.2
<i>Rotatoria</i>	13.0	16	33.1	42	24.0	31	7.2	9	77.4
<i>Crustacea</i>	35.8	6	230.4	43	246.7	46	20.9	3	533.9
м	73.7	11	263.8	42	252.3	40	34.6	5	624.6
х	15.1	17	36.8	42	30.0	34	4.9	5	86.9
Сумма	88.8		300.7		282.4		39.6		711.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1993									
Станция 1									
<i>Infusoria</i>	4.7	14	12.6	37	13.3	39	2.6	8	33.3
<i>Rotatoria</i>	0.4	3	4.6	43	5.4	49	0.4	3	10.8
<i>Crustacea</i>	6.0	7	33.3	39	38.5	45	6.2	7	84.1
м	9.2	8	43.2	39	49.4	45	7.7	7	109.7
х	1.9	10	7.4	39	7.7	41	1.5	8	18.6
Сумма	11.2		50.6		57.2		9.3		128.4
Станция 11									
<i>Infusoria</i>	17.1	29	21.5	37	15.1	26	3.8	6	57.6
<i>Rotatoria</i>	1.3	7	6.8	42	5.9	36	2.1	13	16.2
<i>Crustacea</i>	3.4	6	19.0	36	18.8	35	11.2	21	52.6
м	18.0	17	37.7	36	31.7	30	15.2	14	102.8
х	3.7	15	9.7	41	8.1	34	2.0	8	23.6
Сумма	21.8		47.4		39.9		17.3		126.5
Станция 24									
<i>Infusoria</i>	18.2	48	11.5	30	6.2	16	1.7	4	37.7
<i>Rotatoria</i>	7.8	33	9.2	39	5.4	23	0.8	3	23.3
<i>Crustacea</i>	3.0	5	19.2	32	30.3	51	6.1	10	58.7
м	25.1	24	33.1	32	34.8	34	7.8	7	101.0
х	4.0	21	6.9	36	7.2	38	0.6	3	18.8
Сумма	29.2		40.1		42.0		8.5		119.9
Станция 18									
<i>Infusoria</i>	48.6	45	28.0	26	25.4	23	5.2	4	107.3
<i>Rotatoria</i>	8.6	22	15.0	38	14.0	36	1.0	2	38.7
<i>Crustacea</i>	5.0	4	36.2	34	55.0	51	9.8	9	106.1
м	55.8	25	69.6	31	82.6	37	13.2	6	221.3
х	6.4	21	9.6	31	11.8	38	2.8	9	30.8
Сумма	62.3		79.3		94.4		16.0		252.2
Станция 8									
<i>Infusoria</i>	67.0	39	37.6	22	56.1	32	10.2	6	170.9
<i>Rotatoria</i>	13.7	18	28.3	37	30.3	40	2.2	3	74.6
<i>Crustacea</i>	6.6	3	54.6	32	91.4	53	16.9	10	169.6
м	78.2	20	112.7	29	167.5	43	27.3	7	385.8
х	9.0	30	7.8	26	10.3	35	2.0	7	29.3
Сумма	87.3		120.5		177.9		29.3		415.2

Отношение B_3/B_2 , по которому можно судить об обеспеченности хищного зоопланктона пищей, составило в среднем за сезон 25-31% (колебания по участкам 18-42). Расчеты показывают, что внутри сообщества зоопланктона в среднем за период наблюдений рассеивается 35-100% энергии. Наиболее напряженные трофические связи отмечаются в первой половине вегетационного сезона, а затем и в конце его, когда в биомассе весома́я доля принадлежит хищникам, весьма значи-

тельная часть популяций ракообразных представлена старшими возрастными стадиями копепод и взрослыми рачками *Eurytemora*, *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Heterocope*. Заметную роль среди коловраток играет *Asplanchna*, а среди простейших крупные инфузории *Amphileptus trachelioides*, *Bursella spumosa*, *Bursaridium pseudobursaria*, *Didinium nasutum*, *Dileptus anser*, *Teuthophrys trisulca*, *Trachelius ovum*, относимые рядом исследователей к хищникам (Мамаева, 1976, 1979; и др.), хотя мы склонны считать их факультативными хищниками.

В наибольшей степени это относится к глубоководному заливу Большое Онего и району Кондопожской губы, прилегающему к открытой части озера, где рассчитанный по пищевым потребностям рацион хищников приближается к продукции возможных жертв (93-100%). В Петрозаводской губе в среднем 51% (1989 г.) продукции мирного зоопланктона удовлетворяет пищевые потребности хищного, а в холодном 1993 г. эта цифра несколько превышала 100%. В Кондопожской губе указанные величины составляли по годам соответственно 74 и 71% (центральная часть), 67 и 35% (вершинная часть).

Таблица 23

Относительное значение хищников в общей биомассе зоопланктона

Станция	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее
1989						
1	18.5	33.2	18.5	10.7	9.3	18.0
11	21.1	14.4	23.2	8.6	12.7	16.0
24	27.6	34.0	23.3	22.0	19.4	25.2
18	21.9	16.0	13.2	17.0	19.8	17.6
8	39.4	18.3	18.4	12.5	10.4	19.8
1993						
1	14.3	28.1	27.8	21.1	22.7	22.8
11	26.3	13.5	34.8	11.2	21.2	21.4
24	15.9	29.6	35.3	14.6	19.7	23.0
18	10.3	25.9	27.7	20.0	22.3	21.2
8	12.4	28.1	12.0	12.3	15.5	16.1

Как показывают наши исследования, в среднем за сезон на долю хищного зоопланктона в общей величине рациона приходится 13% (колебания по участкам в разные годы 8-21%). В общей биомассе зоопланктона относительное значение хищников при всей условности выделения этой части сообщества составили 17 (1989 г.) - 21% (1993 г.) (табл. 22).

.....

Оценка роли зоопланктона в процессах трансформации вещества и энергии в водоеме

.....

Продукция, как известно, определяется как разность между энергией на входе в систему и затратами на обмен (Иванова, 1985; Алимов, 1982, 1989). Для сообщества зоопланктона количество получаемой энергии равняется количеству энергии, ассимилированной первичными консументами. В период наблюдений эта величина колебалась от 100 до 430 в 1989 г. и от 70 до 240 ккал/м² в 1993 г. (табл. 24).

В процессе дыхания зоопланктоном минерализуется 38-53% продукции водорослей, создаваемой в водоеме за четыре месяца. В среднем эта величина (R_z/P_1) находится в пределах колебания данного показателя (4-52%) в других озерах (Иванова, 1985).

Общая величина продукции зоопланктонного сообщества невелика - 22.5-48.9 ккал/м² (2.3-5.1 гС/м²) (табл. 24). Исследования показали, что продукция мирного зоопланктона изменялась по районам озера от 20.0 до 43.3 ккал/м² (2.0-4.3 гС/м²), «хищного» - от 2.8 до 5.6 ккал/м² (0.3-0.6 гС/м²), что составляет соответственно 85-95 и 6-19% от суммарной. При этом особое положение занимала вершинная часть Кондопожской губы, где уровень продукции был максимальным - 146.0 ккал/м² (14.8 гС/м²), а доля хищных форм минимальной. Здесь рассчитаны самые высокие Р/В-коэффициенты (11.5-14.0), чему способствовали как более высокий уровень развития зоопланктона в целом, так и обилие мелкоразмерной фракции в его составе. Если сравнить величину продукции по участкам, то в Петрозаводской губе она примерно в 1.5, в глубоководной части Кондопожской губы в 1.5-2 раза выше в сравнении с таковой в заливе Большое Онего. В районе сброса сточных вод ЦБК уровень продукции возрастает в 4 раза, а с учетом большой разницы в глубине указанных участков - и значительно больше, в 20-30 раз.

За период открытой воды Р/В-коэффициент для мирного зоопланктона составил в среднем 12.1. Для хищных форм этот показатель, подобно наблюдаемому в больших (озера Байкал, Севан) и северных озерах (Иванова, 1985), изменялся от 3.6 до 9.6 в холодном 1993 г. и от

5.8 до 8.6 в более теплом 1989 г. и был в 1.5-2.5 раза ниже, чем у мирных организмов, что вполне закономерно в связи с преобладанием в его составе старших возрастных стадий циклопов с низкими значениями удельной скорости продукции. Для сообщества в целом Р/В-коэффициент составил 10.6 и заметно увеличивался на более эвтрофированных участках - до 13.7-14.1 в Петрозаводской и Кондопожской губах против 9.5 в заливе Большое Онего (табл. 24).

Таблица 24

Элементы энергетического баланса (ккал/м² · сезон) сообщества зоопланктона

Район озера	Глубина, м	Тип питания	в	Р	Р/В	R	A	C	к ₂
1989									
Залив Большое Онего	87.7		3.3	32.4	9.8	75.7	108.3	177.2	0.30
Станция 1		м	2.6	27.6	10.6	58.5	86.1	148.8	0.32
		х	0.7	4.8	6.9	17.2	22.0	28.3	0.22
Петрозаводская губа	23.7		3.3	46.0	13.9	87.9	133.9	227.3	0.34
Станция 11		м	2.7	42.4	15.3	75.0	117.5	205.6	0.36
		х	0.5	3.5	6.7	12.9	16.4	21.6	0.21
Кондопожская губа									
Станция 24	24.4		3.4	39.7	11.4	87.4	127.2	209.5	0.31
		м	2.5	34.2	13.5	68.8	103.0	177.7	0.33
		х	0.9	5.5	5.8	18.6	24.2	31.7	0.23
Станция 18	74.0		4.5	45.7	10.1	109.6	155.3	259.9	0.29
		м	3.7	40.6	10.7	92.5	133.1	229.8	0.31
		х	0.7	5.1	7.1	17.1	22.2	30.1	0.23
Станция 8	13.9		10.4	146.	14.0	287.8	434.2	709.6	0.34
		м	8.5	130.	15.2	238.5	368.9	622.6	0.35
		х	1.8	16.0	8.6	49.3	65.3	86.9	0.25
1993									
Залив Большое Онего	77.3		2.3	22.4	9.5	55.6	78.1	128.5	0.29
Станция 1		м	1.7	19.6	11.3	44.2	63.8	109.9	0.31
		х	0.6	2.8	4.4	11.4	14.2	18.6	0.20
Петрозаводская губа	25.4		1.9	26.0	13.6	48.6	74.7	126.6	0.35
Станция 11		м	1.3	20.9	15.2	38.0	59.0	103.0	0.36
		х	0.5	5.0	9.6	10.6	15.7	23.6	0.32
Кондопожская губа									
Станция 24	24.6		2.7	22.6	8.1	49.8	72.4	119.5	0.31
		м	1.9	19.5	10.0	38.4	57.9	100.6	0.34
		х	0.8	3.0	3.6	11.4	14.4	18.8	0.21
Станция 18	76.5		5.5	48.8	8.7	98.7	147.6	252.5	0.33
		м	4.2	43.3	10.2	82.0	125.3	221.6	0.35
		х	1.3	5.5	4.1	16.7	22.3	30.8	0.25
Станция 8	13.9		7.6	88.6	11.5	151.2	239.8	413.9	0.37
		м	6.4	83.1	12.8	135.1	218.2	384.6	0.38
		х	1.1	5.5	4.6	16.1	21.6	29.3	0.25

Коэффициент экологической эффективности зоопланктона, оцениваемый как соотношение продукции фильтраторов и продукции водорослей (P_2/P_1), соответствует общим представлениям о соотношении продуцентов и первичных консументов в экосистеме (Одум, 1975) и укладывается в пределы колебаний этих величин, отмеченных в большом числе водоемов (Иванова, 1985) (табл. 25). В условиях большого количества аллохтонной органики (Кондопожская губа) этот показатель выше, что объясняется увеличением в энергетическом балансе доли бактериопланктона в сравнении с фитопланктоном. Экспериментальными исследованиями установлено, что величина эффективной первичной продукции, измеренной радиоуглеродным методом, составила 100-170 (ст. 1) - 300-700 (ст. 8) ккал/м², при этом более низкие показатели относятся к 1993 г. (Тимакова, Теканова, 1996; Timakova, Visljanskaja, 1991).

Таблица 25

Экологические соотношения в экосистеме озера

Район	P_2/P_1	P_2/P_1	C_2/P_1	P_2/R_z	R_z/B_z	A_z/B_z
1989						
Залив Большое Онего, ст. 1	19.5	16.5	89.3	0.20	22.2	26.1
Петрозаводская губа, ст. 11	—	—	—	0.38	25.3	35.6
Кондопожская губа						
Ст. 24	—	—	—	0.24	24.3	29.7
Ст. 18	15.7	13.9	79.0	0.26	23.4	29.6
Ст. 8	20.8	18.5	88.5	0.34	27.1	35.4
1993						
Залив Большое Онего, ст. 1	21.6	18.8	105.4	0.20	22.8	27.1
Петрозаводская губа, ст. 11	18.8	15.1	74.0	0.32	24.2	31.0
Кондопожская губа						
Ст. 24	—	—	—	0.22	17.2	20.9
Ст. 18	20.8	18.4	94.1	0.33	16.6	22.5
Ст. 8	29.7	27.9	129.0	0.48	18.3	28.4

Отношение продукции планктонных хищников к продукции мирного зоопланктона за сезон (P_3/P_2) принимает наименьшее значение, в 1.5-2 раза ниже в сравнении с другими участками, в Кондопожской губе (табл. 26). При переходе со второго трофического уровня на третий потери энергии составляют в среднем 85%.

Доля первичной продукции, потребляемой планктонными животными-фильтраторами (C_2/P_1), изменяется в пределах от 74 до 129% (табл. 25). В среднем зоопланктон удовлетворяет свои пищевые потребности за счет фитопланктона на 87%. В заливе Большое Онего доля потребленной продукции несколько выше, чем в губах, что согла-

суется с теоретическим представлением о более высокой утилизации первичной продукции в олиготрофных системах. В вершинной части Кондопожской губы рассчитанная величина рациона мирных бионтов превосходит продукцию фитопланктона, что, очевидно, связано с высокой численностью бактерий и значительной долей детрита, которые в конечном счете и служат дополнительным источником корма для развивающихся здесь в массе мелких коловраток и ветвистоусых рачков, в основном дафний. При этом на долю ракообразных приходится в среднем 55% (63 - в 1989 г. и 47% в 1993 г.) от суммарного потребления энергии растительноядным планктоном.

Таблица 26

Экологические соотношения в зоопланктонном сообществе

Район	P_3/P_2	C_3/P_2	B_3/B_2	C_3/C_2	A_2/B_2	A_3/B_3
1989						
Залив Большое Онего. ст. 1	0.18	1.03	0.27	0.19	33.2	31.7
Петрозаводская губа. ст. 11	0.08	0.51	0.19	0.11	42.4	31.3
Кондопожская губа						
Ст. 24	0.16	0.93	0.38	0.18	40.9	25.5
Ст. 18	0.13	0.74	0.19	0.13	35.1	31.2
Ст. 8	0.12	0.67	0.22	0.14	43.1	35.3
1993						
Залив Большое Онего. ст. 1	0.14	0.95	0.37	0.17	36.9	22.6
Петрозаводская губа. ст. 11	0.24	1.13	0.38	0.23	42.8	30.0
Кондопожская губа						
Ст. 24	0.16	0.96	0.42	0.19	29.7	17.5
Ст. 18	0.13	0.71	0.32	0.14	29.7	16.6
Ст. 8	0.07	0.35	0.18	0.08	33.7	18.3

Рацион хищников составил около 80% продукции фильтраторов (C_3/P_2). В заливе Большое Онего внутри зоопланктонного сообщества потребляется почти вся продукция мирных животных, в то время как в Кондопожской губе - около половины. В Петрозаводской губе (1993 г.) вся продукция мирного зоопланктона не может удовлетворить пищевых потребностей хищных форм только за счет имеющихся видов-жертв, особенно малочисленных весной. Недостаток пищи восполняется, очевидно, переключением хищников на другие виды корма.

Эффективность использования энергии для всего зоопланктонного сообщества (K_1 и K_2), рассчитанная по имеющимся величинам рационов и продукции мирных и хищных бионтов, выше в центральном районе Петрозаводской губы и в вершинной части Кондопожской, соответственно $K_1 = 0.12$, $K_2 = 0.20$ и $K_1 = 0.10$, $K_2 = 0.16$. Это согласуется с более интенсивным процессом образования продукции в назван-

ных районах (P/B -коэффициент 11.5-14.0). Решающее влияние на величину K_1 оказывает отношение биомасс мирных и хищных планктонов (B_3/B_2)-показатель обеспеченности пищей хищной части биоценоза (наряду с C_3/C_2), напряженности пищевых отношений внутри сообщества. Отношение B_3/B_2 изменялось по участкам от 0.18 до 0.38 (в среднем 0.28), C_3/C_2 - от 0.08 до 0.23 (в среднем 0.16). При этом значение того и другого показателя имеет тенденцию к снижению в районе сброса сточных вод ЦБК (табл. 26).

Важной характеристикой продукционных особенностей биоценоза служит отношение P_z/R_z . Этот показатель, позволяющий оценить, сколько единиц энергии рассеивается при образовании одной единицы продукции, согласно нашим данным, увеличивается на более эвтрофированных участках. Например, в вершинной части Кондопожской губы он составляет 0.34 (1989) - 0.48 (1993) и в центральной части Петрозаводской губы - 0.38-0.32 против 0.20 в заливе Большое Онего. В этих районах возрастает и значение коэффициентов R_z/B_z и A_z/B_z , а значит, увеличивается количество энергии, заключенной в единице биомассы животных, на поддержание структуры сообщества (табл. 25). Подобная закономерность отмечена в водоемах с повышенным трофическим уровнем (Иванова, 1985; Андроникова, 1996).

Расчеты показывают, что за вегетационный период, исходя из балансового равенства, из всего потребленного вещества ассимилируется около 50%, при этом 18-21% идет на образование вторичной продукции, 36-43% подвергается деструкции, а 38-42% в виде неусвоенной пищи вновь возвращается в водоем.

Таким образом, по абсолютной величине продукции, темпу продуцирования зоопланктон исследованных районов озера уступает в целом зоопланктону Ладожского озера и водоемов средней полосы (Смирнова, 1982, 1987, 1988, 1989; Иванова, 1985). Снижение количественных показателей зоопланктона в 1993 г. в сравнении с 1989 г. связано с термическими условиями в водоеме. Низкая температура воды в начале сезона привела к задержке развития летнего, наиболее продуктивного комплекса зоопланктона, соответственно произошло уменьшение величин биомассы, продукции, P/B -коэффициентов. Общая величина продукции высока на участках, испытывающих наибольшее антропогенное воздействие (Петрозаводская и Кондопожская губы). Максимальной продуктивностью на этом фоне - на уровне мезотрофных озер (Китаев, 1984) - отличается зоопланктон вершинной части Кондопожской губы. Характерной особенностью структуры сообщества этого района является значительная доля в нем коловраток и

простейших, а также ветвистоусых рачков. В результате поступления стоков, содержащих большое количество органических веществ и биогенов, изменяется структура зоопланктонного ценоза: уменьшается видовое разнообразие и увеличивается доля мелкоразмерной фракции, что приводит к возрастанию его общей численности и биомассы. Перестройка трофической структуры биоценоза не могла не отразиться на основных энергетических показателях: в общей величине продукции снижается доля хищников в 1.5-2 раза в сравнении с мирными формами и, напротив, в 1.2-1.8 раза увеличиваются затраты энергии на поддержание жизнедеятельности сообщества.

.....

Соотношение количественных показателей основных компонентов в сообществе зоопланктона

.....

Сопоставление количественных показателей протозойного и метазойного планктона в годовом цикле впервые было сделано, как известно, А.П.Щербаковым (1963) на оз.Глубоком. Эта работа послужила основанием в дальнейшем при отсутствии специальных наблюдений принимать в расчет биомассу протозойного планктона от биомассы метазойного за вегетационный период условно равной 10% (Новосельцев, 1983; Тимакова, 1997; и др.). Детальный учет простейших свидетельствует о большой их роли в общей биомассе сообщества, в образовании вторичной продукции, процессах трансформации органического вещества и самоочищении водоемов (Андроникова, 1981, 1983; Мамаева, 1986; Локоть, 1987; Хлебович, 1987; Лаврентьев и др., 1988; Смирнова, 1988; Макарецца, Лаврентьев, 1989).

Согласно полученным нами материалам синхронных исследований зоопланктона, всех составляющих его компонентов, в общей биомассе сообщества численное превосходство на протяжении вегетационного сезона в различных районах Онежского озера принадлежит простейшим (в среднем 73-95%), однако уровень биомассы определяют ракообразные (44-73%) (табл. 27, рис. 15). Ее основу составляют *Calanoida*, роль которых особенно значительна в начале и в конце вегетационного периода, до 60-88% от массы рачков, а вместе с *Cyclopoida* они могут составлять и более 90%. В первой декаде августа возрастает доля *Cladocera*, до 40-60% от общей биомассы ракообразных.

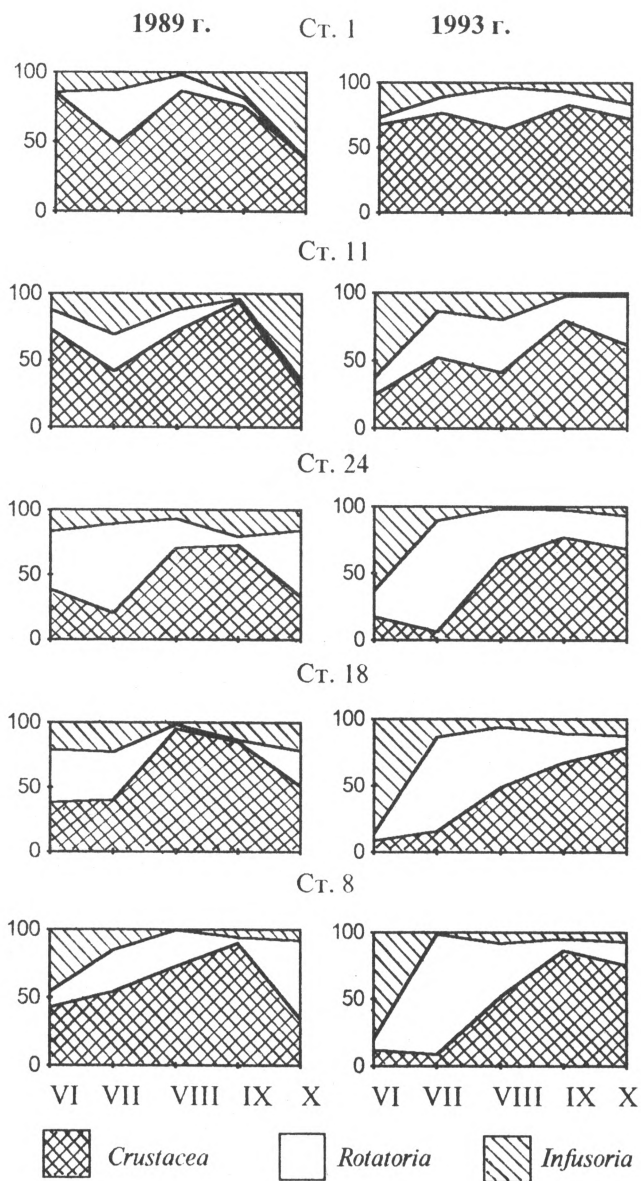


Рис. 15. Относительное значение основных групп в общей биомассе сообщества (%)

Таблица 27

Соотношение основных групп зоопланктона (%).
Среднее за вегетационный сезон

Группа	Численность				Биомасса			
	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8	Ст. 1	Ст. 11	Ст. 18	Ст. 8
1989								
<i>Infusoria</i>	90.4	94.3	89.3	73.0	21.7	24.8	15.9	15.0
<i>Rotatoria</i>	6.6	4.0	8.0	20.5	11.3	12.8	22.2	26.1
<i>Crustacea</i>	3.1	1.7	2.7	6.5	67.0	62.4	62.0	58.9
<i>Copepoda</i>	2.7	1.2	2.2	3.2	54.2	42.4	52.5	22.0
<i>Cladocera</i>	0.4	0.5	0.5	3.3	12.1	20.0	9.5	36.9
1993								
<i>Infusoria</i>	95.2	89.9	95.0	82.4	12.9	20.1	25.6	20.2
<i>Rotatoria</i>	2.7	7.8	3.3	16.0	14.4	27.9	30.4	33.0
<i>Crustacea</i>	2.1	2.3	1.7	1.6	72.7	52.0	44.0	46.8
<i>Copepoda</i>	1.7	1.8	1.3	0.8	58.8	35.2	31.4	17.1
<i>Cladocera</i>	0.4	0.5	0.4	0.8	13.9	16.8	12.6	29.7

На долю простейших приходится в среднем по районам озера 13—25% биомассы сообщества или 20-25% биомассы метазойного зоопланктона. Особенно значительной она бывает в июне - от 15-27% в глубоководном заливе Большое Онего до 60% в Петрозаводской губе и до 60-80% в Кондопожской губе (табл. 9, рис. 15). Возрастание роли инфузорий в планктоне наблюдается и в октябре, в том числе в заливе Большое Онего (до 60%). Увеличение биомассы протозойного планктона в указанные периоды определяется в основном уровнем развития крупноразмерных инфузорий, таких как *Stentor roeseli*, *Amphileptus trachelioides*, *Stokesia vernalis*, *Bursella* sp., *Bursaridium pseudobursaria*.

Роль коловраток сопоставима с таковой простейших (11-39% в среднем за сезон). Максимальное их значение в биомассе наблюдается вслед за простейшими - в июле (30-68%) или в июле-августе (до 70-90% в Кондопожской губе). Второе увеличение доли коловраток (до 30-50%) отмечается в октябре (табл. 9, рис. 15). Величина биомассы этой группы планктона определяется в основном наличием крупных *Asplanchna priodonta* (меньше *A. herricki*), а также в некоторой степени массовым развитием мелких видов - *Polyarthra*, *Kellicottia*, *Keratella*.

Согласно литературным данным (Андроникова, 1983), среднесезонная биомасса планктонных простейших составляет около 15% от биомассы метазойного планктона (колебания 10-20% за вегетационный период в водоемах разной трофности), при этом отмечены очень широкие вариации показателя в течение сезона (от 1 до 190%), Сходные величины (16-35%) указаны для озер Латгальской возвышенности в Латвии (Лаврентьев и др., 1988), Иваново-Арахлейских озер Забай-

калья (Локоть, 1987). Интересно, что в зоопланктоне Ладожского озера доля инфузорий в целом составляет 7-10%, а наиболее высокая величина (42%) была получена для центрального района (Смирнова, 1988).

В Онежском озере биомасса простейших в период исследований не превышала биомассу метазоев, ее максимальная величина (86%) относилась к Кондопожской губе (июнь 1993 г.). Доля всей мелкой фракции планктонной фауны (*Protozoa* + *Rotatoria*) достигает в разные годы в среднем 38-46%, увеличиваясь от 27-30% в заливе Большое Онего до 38-48 в Петрозаводской и до 40-56% в Кондопожской губах (табл. 27).

В соотношении показателей продукции основных составляющих компонентов зоопланктона отмечена аналогичная закономерность (рис. 16). Инфузории, обладая большой удельной активностью, высоким уровнем метаболизма даже по сравнению с коловратками, способны создавать продукцию, соизмеримую с таковой метазойного планктона (Андроникова, 1983; Мамаева, 1986) или превышающую в некоторых случаях продукцию ракообразных (Локоть, 1987; Макарецва, Лаврентьев, 1989). Так, в Ладожском озере продукция простейших составляет 35 (южный и северный шхерный районы) - 56% (Волховская губа и северный озерный район) от суммарной продукции фильтраторов. В центральном районе (84%) она более чем в 5 раз превышает продукцию мирного метазойного планктона. Объяснением этому служат особенности термического режима: медленное прогревание огромной массы воды в центре озера дает преимущество в развитии эвритермным и холодноводно-стенотермным инфузориям по сравнению с кладоцерами, более требовательными к температурным условиям и имеющими более длительный жизненный цикл (Смирнова, 1988).

Наши расчеты показывают, что в среднем за два года синхронных наблюдений продукция инфузорий от продукции метазоев составляла в среднем более 80% - от 54 до 120-145%. При этом наиболее высокие показатели относились к Петрозаводской губе, где абсолютная величина продукции инфузорий в начале сезона (июнь-июль) как в 1989, так и в 1993 г. за счет доминирования крупных форм в 2-3 и более раз превышала таковую ракообразных (табл. 21).

В общей продукции зоопланктона доли ракообразных и простейших были соизмеримы - примерно по 40% каждая с колебаниями в течение сезона соответственно 7-69 и 21-85%. Участие коловраток в среднем около 15-20% (колебания 1-50%). Наиболее значительная часть продукции сообщества за счет простейших создавалась в центральных районах губ (40-60%), вместе с коловратками превышая долю ракообразных и составляя до 70% от общей (табл. 28, рис. 16).

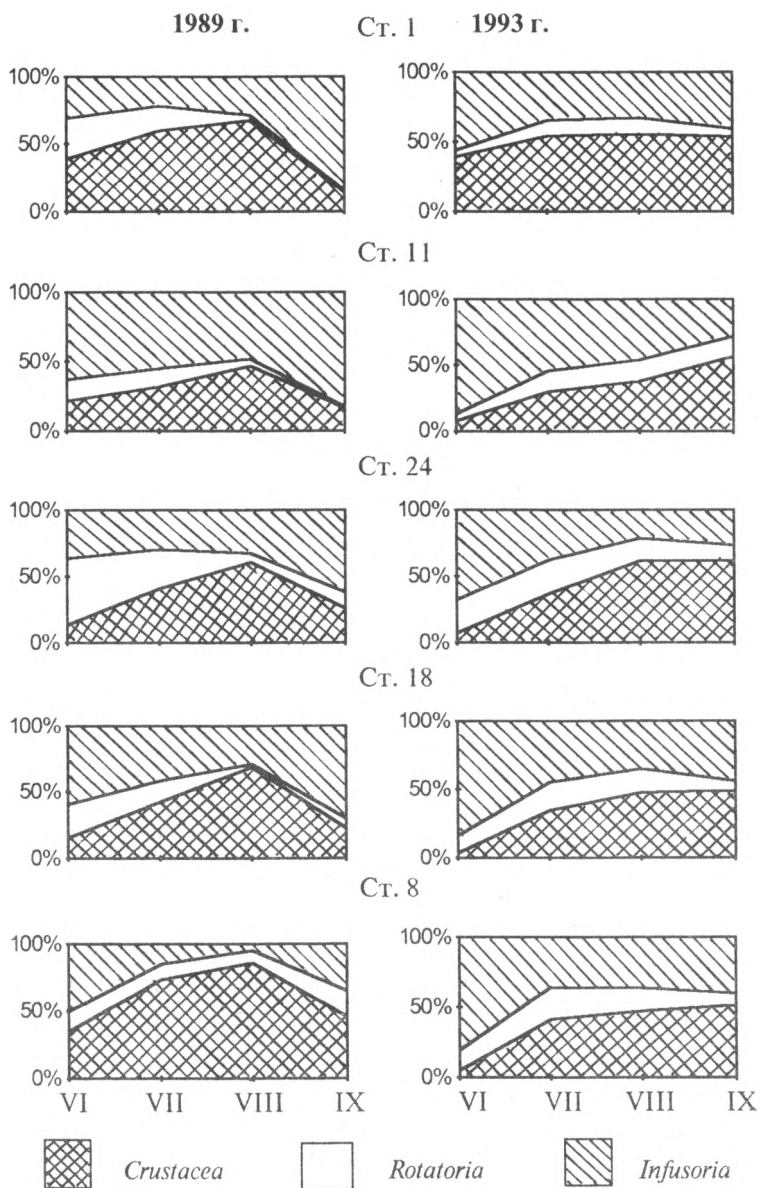


Рис. 16. Относительное значение основных групп в общей продукции сообщества (%)

В деструкции органического вещества более значительная роль принадлежит планктонным ракообразным - в среднем 59% (колебания по участкам 46-70%) и с максимумом в июле-августе (табл. 29). При этом на эвтрофированных участках среди них увеличивается значение кладоцер по сравнению с копеподами, до 65-70% в вершинной части Кондопожской губы. Участие простейших возрастает по сравнению с ракообразными в начале сезона, в июне (до 48% от общей величины), а в среднем за вегетационный сезон на их долю приходилось 28% (17-38% по участкам). Доля коловраток в общей деструкции составляет 14% (8-22%), максимальна она в июле (рис. 17).

Таблица 28

Относительная доля основных групп (%) в общей продукции зоопланктона (среднее за сезон)

Район	Станция	1989				1993			
		<i>Crustacea</i>		<i>Rotatoria</i>	<i>Infusoria</i>	<i>Crustacea</i>		<i>Rotatoria</i>	<i>Infusoria</i>
		<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>			<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>		
Залив Большое Онего	1	33	12	14	41	37	14	8	41
Петрозаводская губа	11	17	12	9	62	20	13	13	54
Кондопожская губа	24	22	13	25	40	27	15	20	38
	18	29	8	13	50	22	12	14	52
	8	12	48	14	26	10	26	16	48
Среднее		23	18	15	44	23	16	14	47

Таблица 29

Относительное значение основных групп (%) в общей величине деструкции органического вещества зоопланктоном (среднее за сезон)

Район	Станция	1989				1993			
		<i>Crustacea</i>		<i>Rotatoria</i>	<i>Infusoria</i>	<i>Crustacea</i>		<i>Rotatoria</i>	<i>Infusoria</i>
		<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>			<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>		
Залив Большое Онего	1	51	16	10	23	60	13	7	20
Петрозаводская губа	11	36	18	8	38	35	16	13	36
Кондопожская губа	24	41	14	22	23	43	14	19	24
	18	50	13	11	26	37	14	15	34
	8	21	48	13	17	16	30	18	36
Среднее		40	22	13	25	38	17	14	30

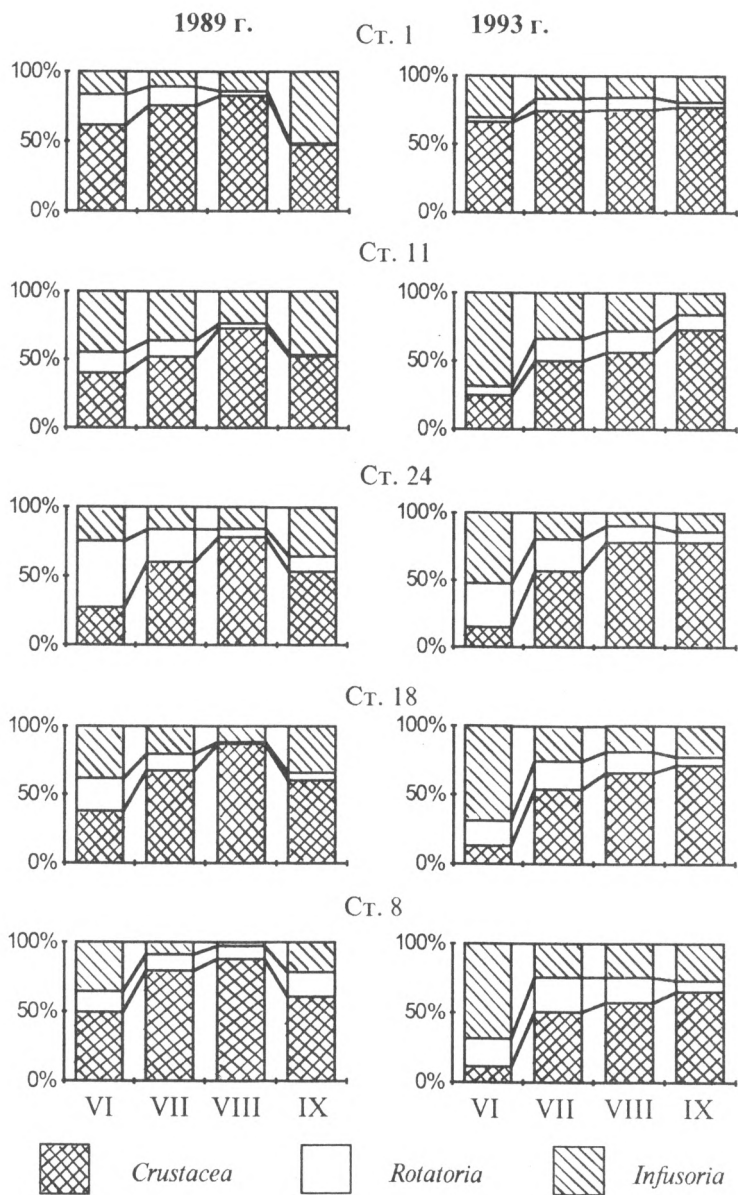


Рис. 17. Относительное значение основных групп в общей деструкции сообщества (%)

Таблица 30

Относительное значение основных групп (%) в общей величине рациона зоопланктона (среднее за сезон)

Район	Стан- ция	1989				1993			
		<i>Crustacea</i>		<i>Rota- toria</i>	<i>Infu- soria</i>	<i>Crustacea</i>		<i>Rota- toria</i>	<i>Infu- soria</i>
		<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>			<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>		
Залив Большое Онего	1	40	17	11	32	48	15	7	30
Петрозавод- ская губа	11	24	18	8	50	26	16	12	46
Кондопожская губа	24	32	14	22	32	35	15	18	32
	18	39	14	11	36	28	15	14	43
	8	15	49	13	23	12	28	16	44
Среднее		30	22	13	35	30	18	13	39

Участие основных систематических групп в общей величине рациона выражается следующим образом: для ракообразных в среднем около 50% (колебания в течение сезона 8-87), при этом в Кондопожской губе, особенно в районе спуска сточных вод, ведущая роль (более 70%) принадлежит ветвистоусым рачкам (табл. 30). Коловратки составляют 13 (1-47) и простейшие 37% (4-79). Естественно, что в течение сезона это соотношение изменяется. Наиболее высокие показатели у ракообразных (58-87%) приходятся на август (1989 г.) - сентябрь (1993 г.), у коловраток (15-47%) - соответственно на июнь-июль или июль-август, а у простейших (43-77%) в отличие от других групп - на июнь и сентябрь (табл. 17).

Заключение

Зоопланктонное сообщество Онежского озера в течение длительной эволюции приспособилось к существованию в условиях крупного водоема и обладает отчетливо выраженной сезонной и межгодовой изменчивостью. Его количественные показатели, прежде всего численность и биомасса, определяются в основном сравнительно небольшим числом массовых видов, обуславливающих также и функциональные свойства. Комплекс руководящих видов на протяжении длительного периода времени оставался практически одним и тем же, менялось лишь их соотношение, что заметнее всего проявлялось на участках, испытывающих наибольшее антропогенное воздействие.

Сезонная динамика параметров является обычной для сообществ больших глубоких озер и зависит от термического и динамического режимов в водоеме, накладывается в ряде случаев и влияние метеорологических условий.

Следует отметить, что активная жизнедеятельность планктеров протекает практически в течение трех летних месяцев, значительную часть года озеро имеет ледовый покров. Максимальных величин количественные показатели достигают в зависимости от температурного режима года обычно в июле-августе, причем простейшие и коловратки наиболее многочисленны в июне-июле, а ракообразные - в августе. Амплитуда сезонных колебаний биомассы является, как известно, одним из показателей, характеризующих устойчивость сообщества. Максимальная биомасса, отмеченная нами в июле-августе, превосходит минимальную (июнь или октябрь) в 5-10 раз. Если иметь в виду зимнюю биомассу зоопланктона (около 0.025 г/м^3), то эта разница возрастает до 10-20 раз, что свойственно водоемам Северо-Западной Европы (Николаев, 1972а, б, 1977).

Известно, что при эвтрофировании водоемов разница между максимальной и минимальной биомассами увеличивается (Андроникова, 1980, 1988, 1996). Это явление особенно характерно для вершинной части Кондопожской губы. Здесь, в районе сброса сточных вод ЦБК, отношение V_{\max}/V_{\min} за период открытой воды увеличивается до 10-16 (в зимний период - до 50-70).

Надо заметить, что в олиготрофном заливе Большое Онего и в губах состав доминантов, структура сообщества и функциональные характеристики различаются. В вершинной части Кондопожской губы складываются совершенно особые условия, в общем типичные для водоемов повышенной трофности, которые находят свое отражение и в структуре планктонного ценоза, и в его функционировании. Они проявляются в уменьшении видового разнообразия сообщества, в изменении соотношения основных групп, а именно: снижается значение инфузорий, количество каланоид по сравнению с циклопоидами, а также планктеров-хищников, напротив, значительно увеличивается доля кладоцер (главным образом *Daphnia*). В результате подобных структурных преобразований наблюдается увеличение продукционной способности сообщества и скорости воспроизводства биомассы.

В связи с температурными особенностями разных лет сдвигается и время наступления весенней фазы развития сообщества, а также летних максимумов. В глубоководном заливе Большое Онего сезонная динамика количественных показателей наиболее стабильна. К сожалению, нами не исследовалась ранневесенняя фаза (сразу после вскрытия водоема), безусловно очень важная в развитии сообщества, что связано с объективными трудностями в условиях громадного водоема.

Анализ межгодовой изменчивости количественных показателей биоценоза свидетельствует, что средние и летние биомассы в различные годы отличаются в 1.5-2 раза, что обычно для водоемов умеренных широт. При этом плотность как протозойного планктона, так и коловраток по сравнению с ракообразными в Онежском озере, как и в других водоемах, является довольно вариабельной величиной. В период наибольшего развития, в июне-июле, их количество может превышать число рачков в сотни раз, во второй половине вегетационного периода (август—сентябрь), когда численность инфузорий и коловраток падает, напротив, возрастает доля ракообразных. Численное преимущество простейших на протяжении всего вегетационного периода неоспоримо. Биомасса рачковой компоненты планктона в целом превышает таковую у коловраток и простейших, однако в отдельные периоды (начало и конец сезона) может наблюдаться и обратное явление. Подобные тенденции наблюдаются и в функциональных характеристиках. Как в начале, так и в конце вегетационного периода продукция простейших обычно выше, чем у ракообразных. Она превышает также продукцию коловраток в среднем за сезон в 3 раза.

Роль протозойного планктона в трансформации органического вещества в Онежском озере довольно значительна. На его долю при-

ходится в среднем около 30% от суммарной величины деструкции всем зоопланктонным сообществом. Коэффициент экологической эффективности (P_2/P_1) без учета простейших составляет от 7-8% в центральных районах губ (Петрозаводской и Кондопожской) до 10-12% в заливе Большое Онего и 16% в районе сброса стоков ЦБК. С учетом деятельности мелкоразмерной фракции, инфузорий и коловраток, соотношение первичной продукции и мирного зоопланктона увеличивается в 1.5-2.5 раза. Что касается утилизации первичной продукции планктонными консументами, то отношение суммарного рациона зоопланктона к первичной продукции фитопланктона (C_2/P_1) увеличивается в этом случае в 1.5-2 раза. Показатели меры рассеивания энергии единицей биомассы животных метазоев (R/B) составляют в среднем 0.19, а с учетом дыхания инфузорий их величина для всего зоопланктонного сообщества возрастает до 0.35, то есть почти в 2 раза.

Литература

- Александров Б.М.** О нектобентосных реликтовых ракообразных Онежского озера // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 232-242.
- Алимов А.Ф.** Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // Экология. 1982. № 3. С. 45-51.
- Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989. 154 с.
- Андроникова И.Н.** Продукция зоопланктона // Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976. С. 160-178.
- Андроникова И.Н.** Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980. С. 79-99.
- Андроникова И.Н.** Продукционная характеристика планктонных простейших в разнотипных водоемах Карельского перешейка // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 161. С. 91-96.
- Андроникова И.Н.** Соотношение биомасс протозойного и метазойного планктона как экспресс-метод расчета продукции простейших в озерах разного трофического типа // Тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 196. С. 50-56.
- Андроникова И.Н.** Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л., 1988. С. 47-53.
- Андроникова И.Н.** Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб, 1996. 190 с.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г.** Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 58-80.
- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д.** Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М., 1992. С. 123-125.
- Бенинг А. Л.** Кладоцера Кавказа. Тбилиси, 1941. 384 с.
- Бояринов П.М.** Исследование течений Кондопожской губы // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1986. С. 16-27.
- Брутковская М.** Поглощение жидкости инфузорией *Tetrahymena rugiformis* // Успехи протозоологии. 1969. Т. 3. С. 176-177.
- Бушман Л. Г., Павловский С.А., Стерлигова О.П., Титова В.Ф.** Продукционные процессы в экосистеме эвтрофируемого водоема (Сямозеро, Южная Карелия) // Тез. докл. 5-го съезда ВГБО. Куйбышев, 1986. Ч. 2. С. 235-236.
- Васильева Г.Л., Никулина В.Н.** Продукция коловраток Байкала // Зоол. журн. 1974. Т. 53, № 8. С. 1125-1132.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 251 с.
- Винберг Г.Г.** Биотический баланс вещества и энергии и биоло-

гическая продуктивность водоемов // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 1. С. 25-32.

Винберг Г.Г. Цели и задачи гидробиологии пресных вод при комплексном использовании водных ресурсов // Вод. ресурсы. 1972. №3. С. 73-102.

Винберг Г.Г. Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 5. С. 5-15.

Винберг Г.Г. Биологическая продуктивность водоемов // Экология. 1983. №3. С. 3-12.

Винберг Г.Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. JL, 1987. С. 5-34.

Вирро Т. Сравнение методов сбора планктонных коловраток (Rotatoria) на примере Чудского озера // Изв. АН ЭССР. Биология. 1989. Т. 38, № 2. С. 119-122.

Висянская И.Г. Фитопланктон // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 183-191.

Висянская И.Г., Кауфман З.С., Куликова Т.Н., Кустовлянкина Н.Б., Полякова Т.Н., Тимакова Т.М., Сярки М.Т. Особенности функционирования биоты экосистемы Онежского озера // 50 лет Карельскому научному центру Российской академии наук. Юбилейная науч. конф.: Тез. докл. Петрозаводск, 1996. С. 89-91.

Висянская И.Г., Куликова Т.П., Полякова Т.Н., Тимакова Т.М. Современное состояние биоты Онежского озера // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера. Тез. докл. конф. Петрозаводск, 1995. С. 19-21.

Гаевская И.С. Простейшие (Protozoa) // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1949. Т. 2. С. 229-310.

Галковская Г.А. Продукция планктонных коловраток // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. С. 135-141.

Галковская Г.А. Скорость потребления кислорода коловратками из естественных популяций // Вестн АН БССР. Сер. биол. наук. 1980. №6. С. 114-116.

Галковская Г.А., Винберг Г.Г. Зависимость скорости потребления кислорода коловратками от массы тела // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 21-24.

Галковская Г.А., Сушня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск, 1978. 141 с.

Гассовский Г.Н. Новые Rhizopoda из озер Кончезерской группы // Тр. Бородинск. биол. ст. 1936. Т. 8, вып. 2. С. 101-122.

Герд С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1946. Вып. 11. С. 28-140.

Гершензон Т.Е. Хозяйственное использование вод района Кондопожской губы Онежского озера // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1986. С. 33-36.

Гиляров А.М. Наблюдения над составом пищи коловраток рода Asplanchna // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 12. С. 1874-1876.

Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М., 1987. 191 с.

Горбунов А.К. К методике определения биомасс коловраток // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов Л., 1983. С. 122-124.

Горбунова З.А., Гордеева Л.Н., Грицевская Г.Л., Дмитриенко Ю.С., Заболоцкий А.А., Рыжков Л.П. Биологическая продуктивность

озера Чеденьярви // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973. С. 44-54

Гусынская С.А., Жданова Г.А., Небрат А.А. Развитие и продукция зоопланктона Киевского и Кременчугского водохранилища // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980. С. 179-188.

Гутельмахер Б.Л., Фурсенко М.В., Белова М.А. Соотношение размерных фракций в sestоне Онежского озера и их роль в питании планктонных ракообразных // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 52—58.

Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозоология. М.; Л., 1962. 592 с.

Ефремова Е.В. Физико-географическая характеристика озера // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 5-11.

Иванова М.Б. Продукция популяций планктонных животных в пресных водах СССР // Экология. 1973. № 3. С. 52-62.

Иванова М.Б. Роль планктонных ракообразных в трансформации органического вещества в естественных водоемах // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976. С. 68-72.

Иванова М.Б. Продукция коловраток // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 141-149.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л., 1985. 220 с.

Иванова М.Б. Изучение воздействия абиотических факторов среды на развитие гидробионтов в озерах и значение сравнительно-лимнологических исследований // Продукционно-гидробиологичес-

кие исследования водных экосистем. Л., 1987. С. 35-44.

Иванова М.Б., Крылов П.И. Расчет «реальной» продукции зоопланктона на примере озера Щучье (БАССР) // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983. С. 4-11.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 252 с.

Казанцева Т.И., Смирнова Т.С. Математическая модель зоопланктонного сообщества южного района Ладожского озера // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 2. С. 30-39.

Казанцева Т.И., Смирнова Т.С. Зоопланктон центрального района Ладожского озера (имитационное моделирование). СПб, 1996. 57 с.

Каплин В.М. Экология Байкальских пелагических инфузорий // Успехи протозоологии. Л., 1969. С. 205-210.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. Т. 1. С. 140-416.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

Коловратки: Материалы 2-го Всесоюз. симпоз. по коловраткам. Л., 1985. 223 с.

Копылов А.И. О питании водных инфузорий // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1977. Вып. 33. С. 19-23.

Крылов П. И. Питание циклопов Cyclops abyssorum Sars и Mesocyclops leuckarti Claus Онежского озера науплиями копепоид // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 155-160.

Крылов П.И. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. ВИНТИ.

Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1989. Т. 7. 145 с.

Крылов П.И., Гутельмахер Б.Л., Иванова М.Б. Экспериментальное изучение трофических связей планктонных ракообразных в Тюпском заливе // Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977. С. 78-87.

Куликова Т.П. Среднесуточные Р/В-коэффициенты массовых видов зоопланктона залива Большое Онего // Исследование экосистемы Онежского озера (Опер.-информ. материалы). Петрозаводск, 1981. С. 53-55.

Куликова Т.П. Зоопланктон залива Большое Онего и его продуктивность // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 130-155.

Куликова Т.П. Современное состояние зоопланктона Кондопожской губы // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1986. С. 124-137.

Куликова Т.П. Зоопланктон // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 207-215.

Куликова Т.П. Современное состояние и продукционные возможности зоопланктона Повенецкого залива Онежского озера // Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск, 1992. С. 71-88.

Куликова Т.П., Сярки М.Т. Зоопланктон рек Лососинки и Неглилки // Комплексное изучение водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 12-13.

Куликова Т.П., Сярки М.Т. Современное состояние зоопланктона Большой губы Повенецкого залива Онежского озера // Иссле-

дования водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1989. С. 59-61.

Куликова Т.П., Сярки М.Т. Особенности формирования планктонной фауны притоков Онежского озера // Притоки Онежского озера, Петрозаводск, 1990. С. 77-79.

Куликова Т.П., Сярки М.Т. Сезонная динамика зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы Онежского озера // Проблемы лососевых на европейском Севере. Петрозаводск, 1993. С. 23-27.

Куликова Т.П., Сярки М.Т. Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера (справочно-информационный материал). Петрозаводск, 1994. 16 с.

Куликова Т.П., Щурова Л.Э. Метазойный зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1980. С. 74-96.

Кустовлянкина Н.Б. (Лазарева Н.Б.). Протозойный планктон и качество воды в Пиньгубе Онежского озера // Комплексное изучение водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 7-9.

Кустовлянкина Н.Б. Простейшие как составная часть биостока рек бассейна Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск, 1990а. С. 63-77.

Кустовлянкина Н.Б. Протозойный планктон // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990б. С. 192-207.

Кустовлянкина Н.Б. Развитие протозойного планктона и его участие в формировании качества воды Большой губы Повенецкого залива // Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск, 1992. С. 62-70.

Кутикова Л.А. Коловратки водоемов Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л., 1965. С. 52-70.

Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л., 1970. 744 с.

Кутикова Л.А. Особенности диагностики таксонов у коловраток // Коловратки: Материалы 2-го Всесоюз. симпози. по коловраткам. Л., 1985. С. 4-17.

Лаврентьев П.Я., Макареца Е.С., Маслевцов В.В. Соотношение количественных показателей микро- и мезопланктона в озерах различной трофии // Изменение структуры экосистем в условиях возрастающей биогенной нагрузки. Л., 1988. С. 241-244.

Лазарева Н.Б. (Кустовлякина Н.Б.). Протозойный планктон Петрозаводской губы Онежского озера // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1980. С. 52-73.

Лазарева Н.Б. Протозойный планктон залива Большое Онего и оценка его продуктивности // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 117-130.

Лазарева Н.Б. Протозойный планктон и качество воды в Петрозаводском Онего // Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск, 1984. С. 108-122.

Лазарева Н.Б. Структура и количественное развитие протозойного планктона Кондопожской губы в сезонном аспекте // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1986. С. 113-123.

Линко А.К. Материалы к фауне Онежского озера // Тр. СПб об-ва естествоиспытателей. 1898. Т. 29, вып. 1. С. 246-258.

Лифшиц В.Х. Краткая физико-географическая характеристика и некоторые элементы гидрологического режима Петрозаводской губы // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1980. С. 5-10.

Локоть Л.И. Экология ресничных простейших в озерах Центрального Забайкалья. Новосибирск, 1987. 152 с.

Лукиянович Л.М. Инфузорный планктон оз. Мясро // Вести Белорус. ун-та. 1973. Сер. 2, № 3. С. 38-41.

Мажейкайте С.И. Планктонные простейшие // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972. С. 40-123.

Мажейкайте С.И. Микрозоопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975. С. 160-168.

Мажейкайте С.И. Класс ресничные инфузории Ciliata // Определитель основных пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л., 1977. С. 46-97.

Макареца Е.С., Лаврентьев П.Я. Продукция мезо- и микрозоопланктона. Деструкция органического вещества зоопланктоном // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989. С. 117-128, 184-186.

Малахов В.В. Cephalorhyncha - новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 4. С. 485-499.

Мамаева Н.В. К изучению роли инфузорий в биологии волжских водохранилищ//Тез. докл. 3-го съезда ВГБО. 1976. Т. 2. С. 28-30.

Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.

Мамаева Н.В. Инфузории как компонент планктонного сообще-

ства: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1986. 34 с.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. Л., 1964. 327 с.

Матвеева Л.К. Структура сообщества и плотность планктонных коловраток при разных способах сгущения проб // Зоол. журн. 1989. № 2. С. 284-289.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 33 с.

Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. 243 с.

Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 170 с.

Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Роль инфузорий в питании циклопид Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1971. Вып. 22 (25). С. 37-42.

Мордухай-Болтовская Э.Д., Сорокин Ю.И. Питание парамеций водорослями и бактериями // Там же. 1965. Вып. 8 (11). С. 12-15.

Небрат А.А. Динамика численности и биомассы планктонных инфузорий открытых зон Кременчугского водохранилища, их продукция и роль в деструкции органического вещества // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, вып. 2. С. 18-27.

Небрат А.А. Планктонные инфузории Киевского и Кременчугского водохранилищ, их продукция и роль в деструкции органического вещества: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1977. 29 с.

Николаев И.И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972а. С. 283-303.

Николаев И.И. История исследования зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972б. С. 5—23.

Николаев И.И. О некоторых типах озерных экосистем по их трофической структуре (на примере больших озер Северо-Запада СССР) // Водные ресурсы. 1977. № 3. С. 83-95.

Николаев И.И. Современное состояние Петрозаводской губы Онежского озера как экологической системы // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1980. С. 169-174.

Новосельцев Г.Е. Общая характеристика экосистемы Водлозерского водохранилища // Водлозерское водохранилище. Мурманск, 1983. С. 80-88.

Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л., 1972. 35 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Павельева Е.Б. Некоторые данные по бактериальному питанию инфузорий *Paramecium caudatum* Etrb. // Информ. бюл. ИБВВ АП СССР. 1971. Вып. 12. С. 29-30.

Павельева Е.Б., Мамаева Н.В. Участие инфузорий в использовании продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища // Экология. 1976. № 3. С. 76-80.

Павловская Т.В. Питание и размножение массовых видов инфузорий Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1971. 20 с.

Павловская Т.В. Влияние условий питания на скорость потребления пищи и время генерации инфузорий // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 10. С. 1451-1458.

Петров М.П. Термический режим // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 32-37.

Петрова М.А., Смирнова Т.П. Продукция планктонных инфузорий пелагической и прибрежной зон двух вторично-олиготрофных озер // Круговорот веществ и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственичное-на-Байкале, 1973. Сб. 1. С. 119-121.

Петрова М.А., Смирнова Т.П., Агеева Т.А., Халтурина Г.В. Планктонные инфузории в двух озерах Горьковской области // Гидробиол. журн. 1986. Т. 12, № 2. С. 31-36.

Пирожкова Г. П. Гидрохимический режим озера и его изменение под влиянием антропогенного воздействия // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 95-96.

Поливанная М.Ф. Материалы к познанию зоопланктона Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1950. 18 с.

(Поливанная М.Ф.) Поливанна М.Ф. Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні Онезького озера. Повідомлення 1 // Науч. зап. Киевского ун-та. 1954. Т. 13, вып. 6. С. 123-145.

(Поливанная М.Ф.) Поливанна М.Ф. Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні Онезького озера. Повідомлення 2 // Там же. 1956. Т. 15, вып. 4. С. 95-100.

Помазкова Г.И. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы коловраток в озере Байкал в 1956-1966 гг. // Исследование гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С. 17-27.

Расмуссен Л., Клуфт Т.А. Скорость размножения у тетрахимены как функция нерастворимых добавок в культуральных средах // Успехи протозоологии. 1969. Т. 3. С. 153.

Растительный мир Онежского озера. Л., 1971. 191 с.

Русанова М.П., Подболотова Т.И., Емцева В.В., Иешко Т.А., Лобкова Н.А., Тимакова М.В., Куккарина О.И. Многолетние изменения биологической продуктивности водоемов Южной Карелии // Тез. докл. 5-го съезда ВГБО. Куйбышев, 1986. Ч. 2. С. 292-293.

Рылов В.М. Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна. Пресноводные Calanoida СССР. Л., 1930. 288 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л., 1948. Т. 3, вып. 3. 318 с.

Силина Н.И. О методике количественного учета коловраток // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 5. С. 97-102.

Смирнов Н.Н. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1, вып. 2. Л., 1971. 530 с.

Смирнова Т.С. Зоопланктон Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972а. 26 с.

Смирнова Т.С. Планктонные коловратки и ракообразные // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972б. С. 126-233.

Смирнова Т.С. Зоопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975. С. 145-159.

Смирнова Т.С. Изменение структуры сообществ водных беспозвоночных под влиянием антропогенного эвтрофирования. 1. Зоопланктон // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. С. 173-180.

Смирнова Т.С. Зоопланктон // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. С. 119-126.

Смирнова Т.С. Соотношение количественных показателей про-

тозойного и метазойного планктона в Ладожском озере // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л., 1988. С. 35-40.

Смирнова Т. С. Особенности сезонной динамики зоопланктона в разных районах Ладожского озера // Исследования водных экосистем. Л., 1989. С. 76-83.

Смирнова Т.С., Ривьер И.К., Пихтова Т. С. Зоопланктон // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Т. 2. Л., 1981. С. 77-99.

Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.

Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Семенюк Г.А., Трубецкова И.Л. Продукция планктонных ракообразных и факторы среды. Минск, 1990. 154 с.

Сярки М.Т. Влияние сезонного хода температуры на скорость развития рачка *Eudiaptomus gracilis* // Гидробиологические исследования на водоемах Карелии (Опер.-информ. материалы). Петрозаводск, 1994. С. 33-37.

Сярки М.Т. Организация первичных гидробиологических баз данных (на примере базы данных по зоопланктону Онежского озера) // Крупные озера Европы - Ладожское и Онежское: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1996. С.159.

Сярки М.Т., Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б. Роль простейших и коловраток в структурно-функциональной организации зоопланктонного сообщества Онежского озера // Современные проблемы гидробиологии: Тезисы и аннотации междунар. конф. СПб, 1995. С. 54.

Телеш И.В. Сравнительная эффективность методов количественного учета планктонных ко-

ловраток // Гидробиол. журн. 1986. Т 22, № 4. С. 99-102.

Телеш И.В. Коловратки и ракообразные планктона // Невская губа. Гидробиол. исследования. Л., 1987. С. 82-103.

Тимакова М.В. Коловратки и ракообразные оз.Пертозеро (структура, динамика, продуктивность): Автореф. дис..... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1997. 24 с.

Тимакова М.В., Голубкова Э.Г., Кустовлянкина Н.Б. Структурно-функциональная организация зоопланктона оз.Пертозеро // Экологическая физиология водных организмов. Петрозаводск, 1992. С. 43-67.

Тимакова Т.М., Вислянская И.Г., Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Полякова Т.Н. Особенности эвтрофирования Онежского озера // Тез. докл. 7-го съезда ГБО РАН. Казань, 1996. Т. 2. С. 92-94.

Тимакова Т.М., Вислянская И.Г., Куликова Т.П., Полякова Т.Н., Сярки М.Т. Онежское озеро, проблемы его эвтрофирования // Крупные озера Европы - Ладожское и Онежское: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1996. С. 64.

Тимакова Т.М., Теканова Е.В. Процессы первичного продуцирования органического вещества в Онежском озере под воздействием эвтрофирующих факторов // Экологические проблемы Севера Европейской территории России. Апатиты, 1996. С. 79-80.

Тимохина А.Ф. Питание коловраток рода *Asplanchna* (Ploimida; Asplanchnidae) // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983. С. 81-84.

Уломский С.Н. Об экологии видов рода *Mesocyclops* Sars, обитающих в водоемах Урала // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 1. С. 127-130.

Уморин П.П. Питание некоторых инфузорий жгутиконосцами

Bodo caudatus и *Pleuromonas jacculans* // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1975. Вып. 26. С. 37-40.

Урбан В.В. Характеристика зоопланктона карельских озер и значение его в питании рыб // Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962. С. 144-155.

Урбан В.В. Кормовые ресурсы планктона Онежского озера // Тр. Кар. ГосНИОРХа. 1968. Т. 4, вып. 3. С. 106-132.

Филимонова З.И. Влияние сточных вод целлюлозно-бумажных комбинатов на развитие зоопланктона // Вопросы гидрологии, озероведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск, 1969. С. 154-182.

Филимонова З.И. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 212-247.

Филимонова З.И. Зоопланктон Кондопожской губы Онежского озера // Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск, 1975. С. 117-132.

Филимонова З.И. Пресноводные коловратки (*Rotatoria*) Карелии // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12, № 3. С. 23-28.

Филимонова З.И., Круглова А.Н. О коловратках рек Карелии // Использование и охрана водных ресурсов бассейна Белого моря. Петрозаводск, 1994. С. 161-192.

Филимонова З.И., Куликова Т.П. Зоопланктон северной части Повенецкого залива // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 179-193.

Филимонова З.И., Куликова Т.П. О зоопланктоне Петрозаводского Онего // Петрозаводское Онего и его лимнологические осо-

бенности. Петрозаводск, 1984. С. 123-138.

Филимонова З.И., Кутикова Л.А. К фауне коловраток (*Rotatoria*) малых водоемов Карелии // Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск, 1975. С. 79-109.

Филимонова Н.А. Бактериопланктон // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. С. 175-182.

Филимонова Н.А., Федорова Т.М. Бактериопланктон Петрозаводской губы // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1980. С. 37-51.

Хлебович Т.В. Интенсивность дыхания у инфузорий разного размера // Цитология. 1974. Т. 16, вып. 1. С. 103-105.

Хлебович Т.В. Роль инфузорий в процессе самоочищения водоема // Гидробиол. основы самоочищения вод. Л., 1976. С. 25-29.

Хлебович Т.В. Скорость потребления кислорода инфузориями // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 25-31.

Хлебович Т.В. Скорость потребления кислорода у коловраток // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 98-102.

Хлебович Т.В. Роль инфузорий в продукционном процессе // Тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 196. С. 57-60.

Хлебович Т.В. Общие закономерности скоростей дыхания и питания планктонных инфузорий // Тез. докл. 5-го съезда ВГБО. Куйбышев, 1986. Ч. 1. С. 175-176.

Хлебович Т.В. Планктонные инфузории // Невская губа. Гидробиол. исслед. Л., 1987. С. 77-82.

Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968. 250 с.

Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Сообщ. III. Планктонные простейшие // Тр. ВГБО. 1963. Т. 13. С. 13-24.

Эгрепт М.Б. Экология и численность Holotricha и Peritricha Селенгинского района Байкала // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, № 3. С. 24-34.

Эгрепт М.Б. Планктонные инфузории // Тр. Сибир. Лимнол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 12 (32). С. 201-223.

Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990. 264 с.

Bleiwas A.H., Stokes P.M. Collection of large and small particles by *Bosmina* // Limnology and Oceanography, 1985. V. 30, n. 5. P. 1090-1092.

Bragg A.N. Selection of food in *Paramecium trichium* // Phvsiol. Zool. 1936. V. 9. P. 433-442.

Brook A. Some observation on the feeding of Protozoa on Frashwater Algae // Hydrobiol. 1952. V. 4, n. 3. P. 281-293.

Burbanck W.D. Physiology of the ciliate *Colpidium colpoda*. I. The effect of various bacteria as food on the division rate of *Colpidium colpoda* // Physiol. Zool. 1942. V. 15. P. 342-362.

Burbanck W.D., Gilpin D.W. Physiology of the ciliate *Colpidium colpoda*. III. The possible use of the division rate of *Colpidium colpoda* for identification of intestinal bacteria // Ibid. 1946. V. 19. P. 236-242.

Corliss J.O. The ciliated Protozoa (Characterisation, Classification and Injide to the Literature). Oxford, 1979. Ed. 2. 455 p.

De Mott W.R. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina* // Limnology and Oceanography. 1982. V. 27, n. 3. P. 518-527.

Dingfelder J.H. Die Ciliaten vorübergehender Gewässer // Arch. Protistenk. 1962. Bd. 105. S. 509-658.

Dragesco J. Capture et ingestion des proies chez les infusoires ciliés // Bull. Biol. France et Belgique. 1962. V. 96, n. 1. P. 123-167.

Faurè-Fremiet E. Documents et observations Bcologues et protigues sur la culture des infusoires ciliés // Hydrobiol. 1961. V. 18, n.4. P. 300-320.

Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic Ciliates // Ophelia. 1968a. V. 5. P. 73-121.

Fenchel T. The ecology of marin microbentos. III. The reproductive potential of ciliates // Ophelia. 1968b. V. 5. P. 123-136.

Gellert J., Tomas G. Les relations trophobiologiques parmi les protozoaires et les diatomées des fleches littorales du lac Balaton // Verhandl. Intern. Verein. Theoret. Angew. Limnol. 1961. Bd. 12, t. 1. S. 237-239.

Gilbert J.J. Observation on the susceptibility of protist and rotifers to predation by *Asplanchna girodi* // Hydrobiology. 1980. V. 73. P. 1440-1450.

Goulder R. Grazing by the ciliated protozoan *Loxodes magnus* on the alga *Scenedesmus* in a eutrophic pond // Oikos. 1972. V. 23, n. 1. P. 109-115.

Grell K.G. Protozoa and algae // Ann. Rev. Microbiol. 1956. V. 10. P. 307-328.

Hartwig E. Die Nahrung der Wimpertiere des Sandlückensystems // Mikrokosmos. 1973. V. 11. P. 329-336.

Hetherington A. The culture of some holotrichous ciliates // Arch. Protistenk. 1933. V. 80. P. 255-280.

Kahl A. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // Die Tierwelt Deutschlands. Jena, 1930- 1935. 886 s.

Kidder G.W., Stuart C.A. Growth studies on ciliates. I. The role of bacteria in the growth and

reproduction of Colpoda // *Physiol. Zool.* 1939a. V. 12. P. 329-340.

Kidder G.W., Stuart C.A. Growth studies on ciliates. II. The food factors in the growth, reproduction and encystment of Colpoda // *Ibid.* 1939b. V. 12. P. 341-347.

Leclie L.D. Nutritional studies of *Paramecium multimicronucleatum*. I. Quantitative and qualitative standardisation of the food organism // *Ibid.* 1940a. V. 13. P. 410-430.

Leclie L.D. Nutritional studies of *Paramecium multimicronucleatum*. II. Bacterial foods // *Ibid.* 1940b. V. 13. P. 430-438.

Orias E., Rasmussen L. Dual capacity for nutrient uptake in *Tetrahymena*. II. Role of the two systems in vitamin uptake // *J. Protozool.* 1977. V. 24, n. 4. P. 507-511.

Persoone G. Ecologie des infusoires dans les salissures de substrats immergés dans un port de mer // *Protistologica*. 1968. V. 3. P. 187-194.

Phyllips R.Z. The growth of *Paramecium* in infusions of known bacterial content // *J. Exper. Zool.* 1922. V. 36. P. 135-184.

Pickens Z. The structure of some protozoan communities // *J. Ecology*. 1937. V. 25, n. 2. P. 368-384.

Sandon H. The food of Protozoa // *Public. Faculty Sci., Cairo*. 1932. N. 1. 187 p.

Sladeczek V. System of water quality from biological point of view // *Archiv für Hydrobiologie. Beiheft* 7. Stuttgart, 1973. 218 s.

Stout J.D. Reactions of ciliates to environmental factors // *Ecology*. 1956. V.37, n. 1. P. 178-191.

Timakova T.M., Visljanskaja I.G. Primary production in lake Onego // Primary production of inland waters. The second Soviet-Karelian-Finnish symposium on water problems held in Petrozavodsk, USSR, 21-25 May 1990. Helsinki, 1991. P. 73-80.

**Виды планктонных инфузорий, коловраток и ракообразных
Онежского озера**

Тип *Ciliophora*

Doflein, 1901

C. hirtus var. *lacustris* Faure-
Fremiet, 1924

C. elongatus Ehrenberg, 1830

**Класс I. *Kinetofragminopho-
ra* de Puyltorac et al., 1974**

Отряд *Haptorida*

Corliss, 1974

Подкласс *Gymnostomata*

Bütschli, 1889

Семейство *Enchelyidae*

Ehrenberg, 1838

Отряд *Prostomatida*

Schewiakoff, 1896

Enchelys pupa (O.F.Müller, 1776)

Ehrenberg-Schewiakoff, 1893

Enchelys sp.

Подотряд *Prostomatina*

Schewiakoff, 1896

Enchelyodon lasius Stokes, 1885

Lacrymaria olor O.F.Müller, 1776

Lacrymaria sp.

Семейство *Holophryidae*

Perty, 1852

Trachelophyllum sigmoides Kahl, 1926

Holophrya nigricans Lauterborn, 1908

Holophrya sp.

Семейство *Spathidiidae*

**Kahl in Doflein et Reiche-
now, 1929**

Подотряд *Prorodontina*

Corliss, 1974

Homalozoon vermiculare Stokes, 1887

Spathidium latum Kahl, 1926

S. spathula (O. F. Müller, 1786)

Семейство *Prorodontidae*

Kent, 1881

Woodruff et Spencer, 1922

Spathidium sp.

Bursella spumosa Schmidt, 1920

Bursella sp.

Prorodon sp.

Utricha pelagica Kahl, 1935

Семейство *Tracheliidae*

Ehrenberg, 1838

Dileptus anser O.F. Müller, 1786

Paradileptus conicus Wenrich, 1929

Teuthophrys trisulca Chatton et de

Beauchamp, 1923

Семейство *Colepidae*

Ehrenberg, 1838

Trachelius ovum Ehrenberg, 1831

Coleps hirtus Nitzsch, 1817

**Семейство *Didiniidae*
Poche, 1913**

Askenasia faurei Kahl, 1930

Askenasia sp.

Cyclotrichium limneticum Kahl, 1935

C. ovatum Faure-Fremiet, 1924

C. sphaericum Faure-Fremiet, 1924

C. viride Gajewska, 1933

Cyclotrichium sp.

Didinium balbianii Fabre-Domergue, 1888

D. nasutum O.F.Müller, 1786

Mesodinium acarus Stein, 1862

**Семейство *Actinobolinidae*
Kahl, 1930**

Actinobolina radians Stein, 1852

**Отряд *Pleurostomatida*
Schewiakoff, 1896**

**Семейство *Amphileptidae*
Bütschli, 1889**

Amphileptus trachelioides Zacharias, 1893

Hemiophrys aselli Kahl, 1931

H. pectinata Kahl, 1926

Hemiophrys sp.

Litonotus fasciola Ehrenberg-Wrzesniowski, 1870

Litonotus sp.

**Подкласс *Vestibulifera*
de Paytorac et al., 1974**

**Отряд *Trichostomatida*
Bütschli, 1889**

**Подотряд *Trichostomatina*
Bütschli, 1889**

**Семейство *Plagiopylidae*
Schewiakoff, 1896**

Plagiopyla sp.

**Отряд *Colpodida*
de Puyltorac et al., 1974**

**Семейство *Colpodidae*
Ehrenberg, 1838**

Colpoda cucullus O.F.Müller, 1786

C. steini Maupas, 1883

Colpoda sp.

**Подкласс *Hypostomata*
Schewiakoff, 1896**

**Отряд *Nassulida*
Jankowski, 1967**

**Подотряд *Nassulina*
Jankowski, 1967**

**Семейство *Nassulidae*
de Fromentel, 1874**

Nassula aurea Ehrenberg, 1833

Отряд *Cyrtophorida* Faure-Fremiet in Corliss, 1956

**Подотряд *Chlamydodontina*
Deroux, 1976**

**Семейство *Chilodonellidae*
Deroux, 1970**

Chilodonella piscatoris Blochmann, 1895

Ch. uncinata Ehrenberg, 1838

Chilodonella sp.

Семейство *Chlamydodontidae* Stein, 1859

Chlamyodon cyclops Entz sen., 1884

Подкласс *Suctorina* Claparede et Lachmann, 1858

Отряд *Suctorida* Claparede et Lachmann, 1858

Подотряд *Exogenina* Collin, 1912

Семейство *Podophryidae* Haeckel, 1866

Podophrya sp.

Sphaerophrya slokesii Mamaeva, 1979

Подотряд *Endogenina* Collin, 1912

Семейство *Dendrosomatidae* Fraipont, 1878

Staurophrya elegans Zacharias, 1893

Tokophrya cyclopus (Claparede et Lachmann, 1858) Bütschli, 1889

T. quadripartita (Claparede et Lachmann, 1858) Bütschli, 1889

Класс II. *Oligohymenophora* de Puytorac et al., 1974

Подкласс *Hymenostomata* Delage et Herouard, 1896

Отряд *Hymenostomatida* Delage et Herouard, 1896

Подотряд *Tetrahymenina* Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Семейство *Tetrahymenidae* Corliss, 1952

Colpidium campylum (Stokes, 1886) Bresslau, 1922

C. colpoda (Ehrenberg, 1831) Stein, 1860

Colpidium sp.

Семейство *Glaucomididae* Corliss, 1971

Glaucoma myriophylli Penard, 1922

Glaucoma sp.

Подотряд *Ophryoglenina* Canella, 1964

Семейство *Ophryoglenidae* Kent, 1881

Ophryoglena sp.

Подотряд *Peniculina* Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Семейство *Parameciidae* Dujardin, 1840

Paramecium caudatum Ehrenberg, 1838

Paramecium sp.

Семейство *Frontoniidae* Kahl, 1926

Frontonia leucas Ehrenberg, 1838

Семейство *Stokesiidae* Roque, 1961

Marituja pelagica Gajewskaja, 1928

M. pelagica Gajewskaja f. minor Mageikaite, 1971

Stokesia vernalis (Wang, 1928) Wenrich, 1929

Семейство *Lembadionidae* Jankowski, 1967

Lembadion lucens Maskell, 1887

Lembadion sp.

Отряд *Scuticociliatida*

Small, 1967

Подотряд *Pleuronematina*

**Faure-Fremiet in Corliss,
1956**

Семейство *Cyclidiidae*

Ehrenberg, 1838

Cyclidium glaucoma O.F.Müller, 1786

Подкласс *Peritricha*

Stein, 1859

Отряд *Peritrichida*

Stein, 1859

Подотряд *Sessilina*

Kahl, 1933

Семейство *Vorticellidae*

Ehrenberg, 1838

Carchesium pectinatum Zacharias, 1897

C. polypinum Linne, 1758

Carchesium sp.

Vorticella anabaena Stiller, 1940

V. campanula Ehrenberg, 1831

V. conochili Stokes, 1888

V. convallaria Linne, 1758 - No-
land, 1931

V. fasciculata Müller-Fromentel, 1874

V. mayeri Faure-Fremiet, 1920

V. natans Faure-Fremiet, 1924

V. pelagica Gajewska, 1933

V. similis Stokes, 1887-Noland, 1931

V. sphaerica d'Udekem, 1864

V. sp. 1 (on *Anabaena hassalii*)

V. sp. 2 (on *Aphanisomenon flosaquae*)

V. sp. 3 (on *Dinobryon* sp.)

Семейство *Epistylidae*

Kahl, 1933

Campanella umbellaria Linné, 1767

Epistylis anastatica Linné, 1767 —
Kent, 1881

E. diaptomi Fauré-Frémiet, 1905 -
Keiser, 1921

E. obliqua Sommer, 1951

E. plicatilis Ehrenberg, 1838

E. pyriformis d'Udekem, 1862

E. rotans Svec, 1897

Семейство *Operculariidae*

Fauré-Fremiet, n. fam.

Opercularia sp.

Семейство *Ophrydiidae*

Ehrenberg, 1838

Ophrydium crassicaule Penard, 1922

Семейство *Vaginicolidae*

de Fromentel, 1874

Cothumia sp.

Класс III. *Polyhymenophora*
Jankowski, 1967

Подкласс *Spirotricha*

Bütschli, 1889

Отряд *Heterotrichida*

Stein, 1859

Подотряд *Heterotrichina*

Stein, 1859

Семейство *Spirostomidae*

Stein, 1867

Spirostomum ambiguum Müller-
Ehrenberg, 1838

S. minus Roux, 1901

S. teres Claparède et Lachmann, 1859

Spirostomum sp.

Семейство Metopidae
Kahl, 1927

Metopus sigmoides Claparede et
Lachmann, 1858

Семейство Stentoridae
Carus, 1863

Stentor coeruleus Ehrenberg, 1830
S. multiformis O.F.Muller, 1786
S. polymorphus (O.F.Müller, 1773)
Ehrenberg-Stein, 1859
S. roeseli Ehrenberg, 1835

Семейство Bursariidae,
Dujardin, 1840

Bursaria truncatella O.F.Muller, 1786
Bursaridium pseudobursaria Faure-
Fremiet, 1924

Отряд Odontostomatida
Sawaya, 1940

Семейство Epalxellidae
Corliss, 1960

Saprodinium sp.

Отряд Oligotrichida
Butschli, 1887

Подотряд Oligotrichina
Butschli, 1887

Семейство Halteriidae Cla-
parede et Lachmann, 1858

Halteria grandinella (O.F.Muller,
1786) Dujardin, 1841

Семейство Strombidiidae
Faure-Fremiet, 1970

Strombidium mirabile Penard, 1916
S. viride Stein, 1859
S. viride Stein f. pelagica Kahl, 1932

Семейство Strobilidiidae
Kahl in Doflein et Reiche-
now, 1929

Strobilidium velox Faure-Fremiet, 1924
Strobilidium sp.

Подотряд Tintinnina Kofoid
et Campbell, 1929

Семейство Tintinnidiidae
Kofoid et Campbell, 1929

Tintinnidium fluviatile (Stein, 1863)
Kent, 1881
T. fluviatile Stein f. cylindrica Ga-
jewskaja, 1933
T. pusillum Entz Jr., 1909

Семейство Codonellidae
Kent, 1881

Tintinnopsis cratera Hada, 1939
T. tubulosa Levander, 1891

Отряд Hypotrichida
Stein, 1859

Подотряд Stichotrichina
Fauré-Fremiet, 1961

Семейство Spirofilidae von
Gelei. 1929

Stichotricha aculeata Wrzesniowski,
1870

Семейство Strongylidiidae
Fauré-Fremiet, 1961

Strongylidium lanceolatum Kow-
alewsky, 1883

Семейство Urostylidae
Bütschli, 1889

Urostyla sp.

Семейство *Holostichidae*
Faure-Fremiet, 1961

Holosticha sp.

Подотряд *Sporadotrichina*
Faure-Fremiet, 1961

Семейство *Oxytrichidae*
Ehrenberg, 1838

Oxytricha sp.

Stylonychia mytilus Ehrenberg, 1838

Stylonychia sp.

Семейство *Aspidiscidae*
Ehrenberg, 1838

Aspidisca costata Dujardin, 1842

Семейство *Euplotidae*
Ehrehberg, 1838

Euplotes patella (O.F.Muller, 1786)

f. *planktonicus* Kahl, 1932

Euplotes sp.

Тип *Nemathelminthes*

Класс *Rotatoria*

Подкласс *Eurotatoria*

Надотряд *Pseudotrocha*

Отряд *Ploimida*

Семейство *Notommatidae*

Enteroplea lacustris Ehrenberg

Notommata copeus Ehrenberg

N. allantois Wulfert

N. pseudocerberus Beauchamp

Cephafodella gibba (Ehrenberg)

Eothinia elongata (Ehrenberg)

Семейство *Trichocercidae*

Trichocerca (Diurella) parvula Carlin

T. (D.) rousseleti (Voigt)

T. bicristata (Gosse)

T. rattus (Müller)

T. carinata (Ehrenberg)

T. cylindrica (Imhof)

T. capucina (Wierz. et Zach.)

T. rosea (Stenroos)

T. longiseta (Schränk)

Семейство *Gastropodidae*

Gastropus sty lifer Imhof

Ascomorpha ecaudis Perty

Chromogaster ovalis (Bergendal)

Семейство *Synchaetidae*

Synchaeta paehypoda Jaschnov

S. grandis Zacharias

S. stylata Wierzejski

S. oblonga Ehrenberg

S. pectinata Ehrenberg

S. kitina Rousselet

S. tremula (Müller)

Polyarthra luminosa Kutikova

P. dolichoptera Idelson

P. longiremis Carlin

P. minor Voigt

P. remata Skorikov

P. major Burckhardt

P. euryptera Wierzejski

Ploesoma truncatum (Levander)

P. lenticulare Herrick

P. triacanthum (Bergendal)

Bipalpus hudsoni (Imhof)

Семейство *Dicranophoridae*

Dicranophorus sp.

Encentrum putorius Wulfert

Семейство *Asplanchnidae*

- Asplanchna herricki* Gueme
A. priodonta Gosse
A. priodonta helvetica Imhof
A. girodi Gueme

Семейство *Lecanidae*

- Lecane luna* (Müller)
L. (Monostyla) crenata (Hairing)
L. (M.) lunaris (Ehrenberg)
L. (M.) bulla (Gosse)
L. (M.) constricta (Murray)

Семейство *Proalidae*

- Proales theodora* (Gosse)
Proales sp.

Семейство *Epiphanidae*

- Epiphanes senta* (Müller)

Семейство *Trichoiriidae*

- Trichotria truncata* (Whitelegge)
T. pocillum (Müller)
T. similes (Stenroos)
T. tetractis (Ehrenberg)
T. curta (Skorikov)

Семейство *Mytilinidae*

- Lophocharis oxyterson* (Gosse)
L. salpina (Ehrenberg)

Семейство *Colurellidae*

- Lepadella acuminata* (Ehrenberg)
L. dactyliseta (Stenroos)
L. ovalis (Müller)
L. patella oblonga (Ehrenberg)

Семейство *Euchlanidae*

- Euchlanis incisa* Carlin
E. dilatata Ehrenberg
E. dilatata unisetata Leydig
E. dilatata luksiana Hauer
E. dilatata a-larga f. nov
E. dilatata b-larga Kutikova
E. deflexa Gosse
E. pyriformis Gosse
E. lyra Hudson
E. lyra larga Kutikova
E. myersi Kutikova
E. triquetra Ehrenberg
E.apidula Parise

Семейство *Brachionidae*

- Brachionus quadridentatus* Hermann
B. urceus (Linnaeus)
B. urceus urceus Linnaeus
B. urceus sericus Rousselet
B. rubens Ehrenberg
B. calyciflorus spinosus Wierzejski
B. angularis bidens Plate
Platytas quadricornis (Ehrenberg)
P. patulus (Müller)
Keratella cochlearis (Gosse)
K. cochlearis robusta (Lauterbom)
K. irregularis (Lauterbom)
K. irregularis wartmanni (Asper et Heuscher)
K. serrulata (Ehrenberg)
K. hiemalis Carlin
K. quadrata (Müller)
K. quadrata frenzeli (Eckstein)
Kellicottia longispina (Kellicott)
Notholca triarthroides Skorikov
N. squamula (Müller)
N. squamula frigida Jaschnov
N. squamula eristata Grese
N. caudata Carlin

N. cinetura Skorikov
N. acuminata (Ehrenberg)
N. labis Gosse
N. labis labis Gosse
N. labis limnetica Le vander

Надотряд *Gnesiotrocha*

Отряд *Monimotrochida*

Семейство *Conochilidae*

Conochilus hippocrepis (Schränk)
C. unicornis Rousselet

Семейство *Testudinellidae*

Testudinella patina (Hermann)
T. patina intermedia (Anderson)
Pompholyx sulcata Hudson

Семейство *Filinidae*

Filinia terminalis (Plate)
F. major (Colditz)
F. longiseta (Ehrenberg)
F. longiseta limnetica (Zacharias)

Семейство *Hexarthridae*

Hexarthra sp.

Отряд *Paedotrochida*

Семейство *Collothecidae*

Collothea muta bilis (Hudson)
Stephanoceros Jimbriatus (Goldfuss)

Тип *Arthropoda*

Подтип *Branchiata*

Класс *Crustacea*

Подкласс *Maxillopoda*

Отряд *Copepoda*

Подотряд *Calanoida*

Семейство *Centropagidae*

Limnocalanus grimaldii macrurus (Sars)

Семейство *Diaptomidae*

Eudiaptomus gracilis Sars
E. graciloides Lilljeborg

Семейство *Temoridae*

Eurytemora lacustris (Pope)
Heteroscope appendiculata Sars

Подотряд *Cyclopoida*

Семейство *Cyclopidae*

Подсемейство *Eucyclopinae*

Macrocyclops albidus (Jurine)
M. fuscus (Jurine)
Eucyclops serrulatus (Fischer)
Paracyclops fimbriatus (Fischer)
P. affinis Sars
P. poppei (Rehberg)

Подсемейство *Cyclopinae*

Cyclops strenuus Fischer
C. abyssorum Sars
C. lacustris Sars
C. scutifer Sars
C. vicinus Uljan
C. insignis Claus
C. kolensis Lilljeborg
Acanthocyclops viridis (Jurine)
A. gigas (Claus)
A. vernalis (Fischer)
A. americanus (Marsh)
A. capillatus (Sars)
A. bicuspidatus (Claus)
A. crassicaudis (Sars)
A. languidus (Sars)
A. languidoides (Lilljeborg)
A. nanus (Sars)
A. abissicola (Lill.)
A. bisetosus (Rehberg)
Microcyclops bicolor Sars

Mesocyclops leuckarti Claus
M. (Thermocyclops) oithonoides Sars
M. (Th.) crassus (Fischer)

Подотряд *Harpacticoida*

Семейство *Canthocamptidae*

Canihocamptus staphylinus (Jurine)
Bryocamptus minutus (Claus)
Attheyella crassa (Sars)

Отряд *Mysidacea*

Семейство *Mysidae*

Mysis oculata var. *relicta* (Loven)

Подкласс *Branchiopoda*

Отряд *Phyllopoda*

Подотряд *Cladocera*

Семейство *Sididae*

Sida crystallina (O.F.Müller)
Limnosida frontosa Sars
Diaphanosoma brachyurum (Lievin)
D. brachiurum frontosa Lilljeborg
Latona setifera O.F. Müller

Семейство *Holopedidae*

Holopedium gibberum Zaddach

Семейство *Daphnidae*

Daphnia pulex obtusa Kurz
D. longispina O.F.Müller
D. longispina hyalina (Leydig)
D. longispina longispina (O.F.Müller)
D. cucullata Sars
D. longiremis Sars
D. cristata Sars
D. atkinsoni Baird

Simocephalus vetulus (O.F.Müller)
Ceriodaphnia quadrangula
(O.F.Müller)

C. quadrangula hamata Sars
C. affinis Lilljeborg
C. reticulata (Jurine)
C. pulchella Sars
Scapholeberis mucronata
(O.F.Müller)

Семейство *Macrothricidae*

Ophryoxus gracilis Sars
Drepanothrix dentata Eurén
Streblocerus serricaudatus (Fischer)
Uyocryptus acutifrons Sars

Семейство *Chydoridae*

Eurycercus lamellatus (O.F.Müller)
Camptocercus rectirostris Schoedler
Acroperus harpae (Baird)
Peracantha truncata (O.F.Müller)
Monospilus dispar Sars
Graptoleberis testudinaria (Fischer)
Alonopsis elongata Sars
Chydorus sphaericus (O.F.Müller)
C. latus Sars
C. ovalis Kurz
C. piger Sars
C. gibbus Lilljeborg
C. globosus Baird
Tretocephala ambigua (Lilljeborg)
Rhynchotalona rostrata (Koch)
R. falcata (Sars)
Pleuroxus aduncus (Jurine)
P. uncinatus Baird
P. trigonellus O.F.Müller
Alona affinis Leydig
A. quadrangularis (O.F.Müller)
A. costata Sars
A. guttata Sars

A. rectángula Sars
A. karelica Stenros
Alonella nana (Baird)
A. exigua (Lilljeborg)
A. excisa (Fischer)

Семейство *Bosminidae*

Bosmina longirostris (O.F.Müller)
B. longirostris typica (O.F.Müller)
B. longirostris cornuta (Jurine)
B. longirostris brevicomis (Hellich)
B. longispina Leydig
B. obtusirostris Sars
B. obt. obtusirostris Sars
B. obt. lacustris Sars
B. coregoni Baird

B. coregoni coregoni Baird
B. coregoni gibbera (Schoedler)
B. coregoni lilljeborgii (Sars)
B. kessleri (Uljanin)
B. longicomis Schoedler
B. crassicornis (P.E. Müller)

Семейство *Polyphemidae*

Polyphemus pediculus (Linne)
Bythotrephes longimanus Leydig
B. cederströmii Schoedler

Семейство *Leptodoridae*

Leptodora kindtii (Focke)

Содержание

Введение	3
Лимнологическая характеристика озера	7
Исходный материал и методика исследований	11
Фаунистический состав зоопланктона	15
Количественное развитие и распределение зоопланктона	34
Функциональные характеристики зоопланктона	55
Оценка роли зоопланктона в процессах трансформации вещества и энергии в водоеме	74
Соотношение количественных показателей основных компонентов в сообществе зоопланктона	79
Заключение	87
Литература	90
Приложение	101

Научное издание

Тамара Павловна Куликова
Нелли Борисовна Кустовлянкина (Лазарева)
Мария Тагевна Сярки

**Зоопланктон как компонент экосистемы
Онежского озера**

*Утверждено к печати Ученым советом Института водных
проблем Севера Карельского научного центра РАН*

Издание подготовлено по автоматизированной редакционно-
издательской технологии на персональных ЭВМ

Редактирование и оригинал-макет Л.В.Кабановой

.....
Сдано в производство 30.05.97. Формат 64x84^{1/16}. Ротапринт. Уч.-изд. л. 6,1.
Усл. печ. л. 6,5. Тираж 120 экз. Изд. № 9. Заказ № 23.

Карельский научный центр РАН. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11.
Редакционно-издательский отдел